



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

LUIZ ROBERTO RIBEIRO FARIA JUNIOR

SOBRE AS ABELHAS DAS ORQUÍDEAS (HYMENOPTERA, EUGLOSSINA):  
REAValiação DAS RELAÇÕES ENTRE OS GÊNEROS DA SUBTRIBO,  
FILOGENIA DE *EUFRIESEA* COCKERELL E ANÁLISE DA ESTRUTURA DAS  
INTERAÇÕES ENTRE MACHOS DE EUGLOSSINA E PLANTAS  
FORNECEDORAS DE COMPOSTOS AROMÁTICOS

CURITIBA

2009



LUIZ ROBERTO RIBEIRO FARIA JUNIOR

**Sobre as abelhas das orquídeas (Hymenoptera, Euglossina): reavaliação das relações entre os gêneros da subtribo, filogenia de *Eufriesea* Cockerell e análise da estrutura das interações entre machos de Euglossina e plantas fornecedoras de compostos aromáticos**

Tese apresentada à Coordenação do curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, área de concentração em Entomologia, da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ciências.

Orientador: Prof. Dr. Gabriel Augusto Rodrigues de Melo.

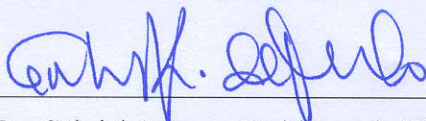
CURITIBA

2009

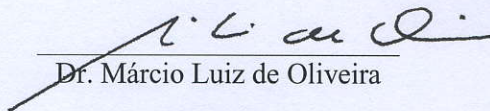
LUIZ ROBERTO RIBEIRO FARIA JUNIOR

“Sobre as abelhas das orquídeas (Hymenoptera, Euglossina): reavaliação das relações entre os gêneros da subtribo, filogenia de *Eufriesea* Cockerell e análise da estrutura das interações entre machos de Euglossina e plantas fornecedoras de compostos aromáticos”

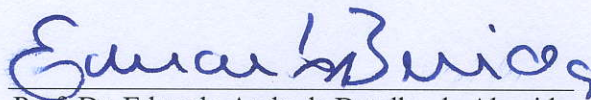
Tese aprovada como requisito parcial para obtenção do grau de “Doutor em Ciências”, no Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Entomologia, da Universidade Federal do Paraná, pela Comissão formada pelos professores:



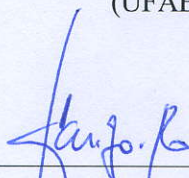
Prof. Dr. Gabriel Augusto Rodrigues de Melo (Orientador)  
(UFPR)



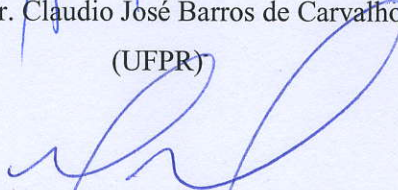
Dr. Márcio Luiz de Oliveira  
(INPA/AM)



Prof. Dr. Eduardo Andrade Botelho de Almeida  
(UFABC)



Prof. Dr. Claudio José Barros de Carvalho  
(UFPR)



Prof. Dr. Maurício Osvaldo Moura  
(UFPR)

Curitiba, 29 de outubro de 2009.

“Human beings, who are almost unique in having the ability to learn from the experience of others, are also remarkable for their apparent disinclination to do so”.

Douglas Adams (1952–2001) em *Last Chance to See*.

“The lesson I myself learned over and over again (...) was the uselessness of information to most people, except as entertainment. If facts weren't funny or scary, or couldn't make you rich, the heck with them”.

Kurt Vonnegut (1922–2007) em *Hocus Pocus*.

“Why is there a leopard on the Cheetos bag?

Wait, it's a cheetah.

Cheetah...

Cheetos...

There is so much beauty in the world”

Stan Smith em *American Dad* (2ª temporada, episódio 19, *Joint Custody*). Série criada por Seth MacFarlane, Mike Barker e Matt Weitzman.

## AGRADECIMENTOS

Ao professor Gabriel Melo por toda a orientação ao longo destes quatro anos, pela paciência que sempre teve comigo, pelos bons conselhos com relação à minha vida profissional, e pela oportunidade de colaborar em outros trabalhos do LBCH. Fora a chance de conversarmos sobre biologia, abelhas, evolução e ciência em geral, também pudemos falar de quadrinhos, moedas, cerveja, literatura, ilusões de ótica, música e muitas coisas mais. Adquiri muito em formação e conhecimento... e também ganhei um amigo.

Ao povo brasileiro pela bolsa de estudos que me foi concedida através do CNPq. E pela taxa de bancada que permitiu que eu participasse de congressos, realizasse viagens de coleta, comprasse toneladas de papel, dúzias de cartuchos de tinta...

À Universidade Federal do Paraná, ao Departamento de Zoologia e ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia pela oportunidade que me foi dada.

A todos os professores do Departamento de Zoologia que contribuíram, de diferentes maneiras – e em diferentes momentos, – para a minha formação. Em especial, agradeço aos professores: Cibele Ribeiro-Costa, Claudio Carvalho, Danúncia Urban, Gabriel Melo, Lúcia M. Almeida, Luciane Marinoni, Mário Navarro, Marcio Pie, Mauricio Moura, Mirna Casagrande, Olaf Mielke, Rodney Cavichioli e Walter Boeger. E também à Dani Takyia, que participou da banca da minha qualificação, e ao Eduardo Almeida, que ofereceu uma disciplina que foi muito proveitosa.

Aos professores da banca examinadora – Cláudio J. B. de Carvalho (UFPR), Eduardo A. B. Almeida (UFABC), Marcio R. Pie (UFPR), Marcio L. Oliveira (INPA) e Maurício O. Moura (UFPR) – que se dispuseram a avaliar este trabalho, contribuindo com a qualidade dele.

Aos autores que disponibilizaram as seqüências e as matrizes reanalisadas neste trabalho.

Aos funcionários do Setor de Ciências Biológicas pelo excelente tratamento que sempre recebi.

Às tias do RU, pelo rango substancial e pelo “chorinho” que eu sempre ganhava na hora de pegar a sobremesa.

Ao Jorge, secretário da pós, e ao pessoal da biblioteca do setor pela gentileza com que sempre me atenderam.

Aos alunos do programa de Pós-Graduação em Entomologia.

Agradeço, de forma especial, à Elaine Soares, Eduardo Almeida, Marcio Pie, Antonio Aguiar, Fernando Dias e Peter Löwenberg que contribuíram de forma decisiva e significativa durante a realização desta tese. Seja tirando dúvidas, dando boas idéias, sugerindo literatura, ajudando a decifrar o mistério de tantos tipos de arquivo (.dat, .nex, .con, .t, .p, .fst, ...), socorrendo na formatação de zilhões de árvores ou construindo mapas no ArcGis, todos vocês foram essenciais para que este trabalho ficasse pronto. Agradeço a generosidade e disponibilidade de cada um de vocês.

Ao Acyr pela ajuda em “como usar o MrBayes no Linux” e por ter me ensinado uns macetes para rodar as análises, de forma mais rápida, nos computadores que eu tinha em mãos.

Ao Hermes que colocou na roda uns comandos alternativos para rodar o suporte de Bremer no Nona e que também tirou algumas dúvidas pontuais que tive com o Pee-Wee.

Ao Vitão pela disponibilidade e pela competência em obter as fotos no AutoMontage. Aproveito para agradecer ao Taxonline, na pessoa da Profa. Luciane Marinoni, por oferecer esta possibilidade.

À Andressa por quebrar meus galhos e prestar consultorias rápidas em programas de edição de imagens. E por me ajudar, também, quando tive problemas com algumas figuras.

A todos os amigos das salas 359 e 360 pela convivência e pelo companheirismo. Por mais que as salas sejam separadas, a parede entre elas, de fato, nunca pareceu existir. Agradeço muito pela sorte de ter vindo parar aqui na gloriosa 359 quando da divisão dos alunos em 2005. Agradeço, em especial, à Andressa, Brasília, Dani, Elaine, Caderno, Fer, Paschoal, Peter e Tonhão. Inevitável que alguns tenham caçado rumo, enquanto outros continuam por aqui. Coisas da vida. Mas posso dizer, sem medo, que algumas das melhores amizades que fiz na vida foram construídas nestes poucos metros quadrados, entre litros de café, mil e uma conversas fiadas e outras tantas discussões pertinentes. Sem contar que acabei me casando com uma vizinha.

Aos amigos do LBCH pela amizade e pelo tempo que passamos juntos. Foram tantos seminários, coletas, congressos, viagens... Agradeço pelos bons conselhos, pelas boas idéias, pela ajuda com que sempre pude contar. E nunca vou me esquecer das presepadas em Ribeirão Preto (Deus abençoe o ESA)! Em especial, gostaria de agradecer à Aline, Dani, Grazi, Kelli, Paola, Vanessa, Caderno, Claudivando, Hermes, Pepê e Tonhão.

À Vanessa Mattozo por ter sido a primeira orientada que tive na vida e por ter sido sofrido, pacientemente, com a minha falta de experiência neste tipo de relação.

Aos companheiros do Cativoiro por termos dividido o mesmo teto durante alguns anos. Agradeço, em primeiro lugar, ao Tonhão por ter me convidado para morar na república, e por me receber tão bem. Da mesma forma, agradeço aos demais amigos que fiz lá (especialmente Jonny, Carol e Jaime). E claro que não posso me esquecer dos amigos caninos: Elvis, Preta e Eddie. Lembrarei, sempre com carinho, dos churrascos, das cachaçadas, das arepas, do macarrão com atum, da luta contra as aranhas marrom... Sem contar a chance que tive de ter conhecido muita gente bacana (amigos dos amigos dos amigos dos amigos) sem sair de casa.

À cidade de Curitiba, onde vivi estes últimos quatro anos e meio. Estranhei um monte no começo, achei que nunca iria me acostumar. “as pessoas são muito fechadas!”, “é muito frio”... É verdade que eu quase mofei, senti saudade do sol, estranhei o “way of life” de Curitiba e dos curitibanos em um primeiro momento... mas isso foi muito pouco perto das coisas boas que aconteceram em solo paranaense. Confesso que gostei muito daqui. E principalmente agora, na hora de ir embora, sei que vou ficar com saudade de muita coisa desta terra. O frio, as ruas do centro, o Largo da Ordem, o Inter 2, os shows de punk rock em locais estranhos, a Praça da Ucrânia, os grandes amigos que fiz aqui... sentirei saudades!

Agradeço, com todo o carinho e gratidão do mundo, aos meus amigos. Não vou correr o risco de agradecê-los individualmente porque, fatalmente, eu seria traído pela minha memória. Gostaria de dizer que sou muito grato pela ajuda de cada um no desenvolvimento do trabalho, mas, principalmente, pela presença de cada um na minha vida e por tudo que vivemos juntos. Graças a Deus, posso dizer que fiz bons amigos aqui. E isso, com certeza, é a maior riqueza que levo deste período da minha vida. Agradeço por ter bancado o pai em festa de formatura, pelas caminhadas na canaleta, pelos jogos de War, D&D e videogame, pelas reuniões na praça da Ucrânia, pelos porres no caldinho de piranha (e no Alemão, e no Habs e em outros tantos lugares), pelo yakissoba das madrugadas, pelos churrascos (no cativoiro, nas gurias, na associação dos professores, com a galera do futebol), pela sinuca no Hell's e no Cobra's, pelas dúzias de programas de índio, pelo pão com bolinho no Pudim, pelo pão com bife nos jogos do Iguaçu, pelos perrengues que passamos juntos nos jogos do Galo, por dançarmos Depeche juntos, pelas madrugadas na padoca, pelas conversas sérias no gramado, pelos gols históricos e lances de rara falta de habilidade em n quadras (ou canchas, se preferirem) da cidade, pelos tantos cafés na cantina, pela festa do meu casamento... enfim, pela presença constante – e necessária – de cada um de vocês na minha vida.

Aos amigos de Itanhandu, Taubaté, Belo Horizonte (e outros tantos perdidos pelo mundo) que nunca deixaram de estar por perto (Deus abençoe a telefonia móvel, o orkut, o skype e o msn).

Ao glorioso Clube Atlético Mineiro por tantas alegrias, por quase me matar do coração repetidas vezes e por fazer parte do meu dia-a-dia. Foram quatro anos agitados: rebaixamento, volta à série A, fim do jejum no campeonato mineiro...

À família da Elaine por todo o apoio e carinho. Agradeço aos meus sogros, Jussara e Antonio, por terem me recebido como um filho e por sempre demonstrarem tanta preocupação com o meu bem-estar.

Com toda a gratidão do mundo, agradeço à minha família. É difícil pensar no quanto foi custoso me privar da convivência das pessoas mais especiais para poder estudar. Sem palavras para o tanto que vocês são importantes na minha vida. E seria impossível dar um único passo se vocês não estivessem comigo. Eu sempre tive certeza que vocês estavam na retaguarda... e isso tornou possível correr atrás dos meus sonhos. Em especial, agradeço aos meus dois pais (Luiz e Marcelo) às duas mais amadas irmãs do mundo (Vanesca e Mariah), à minha tia-mãe Nilzan, ao João e à minha mãe querida (Nésia). Gostaria de oferecer esta tese a duas pessoas: a minha mãe, pelo exemplo de vida (e de coragem, de abnegação, de fé) que sempre foi para mim; e ao João, por ser alguém para quem tento ser um bom exemplo. Em que pese que este pequeno grande homem seja o maior exemplo para a família toda... teve que ser valente desde que viu o mundo pela primeira vez.

Agradeço à minha garota, Elaine Della Giustina Soares, por tudo o que é para mim. Sempre me surpreende o tanto que você é solidária e carinhosa comigo, o tanto que faz questão de estar por perto, de me colocar para a frente, de não me deixar desanimar, de segurar as minhas pontas, de me auxiliar no que for possível. Obrigado, de coração, pela sua amizade, pelo coração enorme que você tem e por fazer parte da minha vida na intensidade que você faz. E por ter aceitado se casar com alguém fantasiado de stormtrooper, que tem horários pouco usuais e que deixa roupa em cima da cadeira.

E finalmente, mas não em último lugar, agradeço a Deus pela vida, pela saúde, pela oportunidade e por estar comigo em mais uma etapa do caminho. Também aproveito para agradecer a Deus por tantas coisas legais que existem no mundo e que, indiretamente, me ajudaram durante a realização da tese: ska, punk rock, new wave, 80's, música brega, surf music, rock progressivo, nyhc, filmes B, histórias de zumbis (monstros, vampiros e afins), o Guia do Mochileiro das Galáxias, ficção científica, futebol alternativo, Ramones, desenhos animados, livros do Kurt Vonnegut, macarrão



alho e óleo, Misfits, Street Fighter, F-Zero, pastel de queijo, youtube, chocolate, etc.



## RESUMO GERAL

A subtribo Euglossina é composta por, aproximadamente, 200 espécies, divididas em cinco gêneros. Dois destes gêneros, *Aglae* e *Exaerete*, apresentam hábito cleptoparasita, relacionando-se com o gênero *Eulaema* (*Aglae*) e *Eufriesea* (*Aglae* e *Exaerete*). Até o momento, as relações filogenéticas destes gêneros foram estudadas por diferentes autores, tanto com base em caracteres morfológicos quanto moleculares, mas os resultados apresentados são bastante conflitantes em alguns casos. E dentre os gêneros da subtribo, *Eufriesea* – o segundo gênero mais especioso – não apresenta hipótese filogenética disponível para suas espécies. Uma outra questão importante, diz respeito ao hábito dos machos das espécies de Euglossina, que coletam substâncias aromáticas (sesquiterpenos e compostos derivados) que estão largamente distribuídos na natureza, sendo encontradas, principalmente, em fontes florais. E o estudo da estrutura das interações entre estes machos e as fontes produtoras de compostos é de extrema importância para que se entenda a evolução deste comportamento na subtribo, bem como da relação entre abelhas e plantas produtoras de compostos. Em sendo assim, o presente trabalho teve três objetivos gerais: (a) re-estudar as relações filogenéticas entre os gêneros da subtribo Euglossina com base tanto em caracteres morfológicos quanto em caracteres moleculares; (b) estudar as relações filogenéticas entre as espécies do gênero *Eufriesea*, além de avaliar os grupos de espécies propostos por Kimsey (1982); (c) avaliar a estrutura das relações existentes entre espécies de Euglossina e as plantas visitadas por estas abelhas para a coleta de compostos aromáticos. Tendo em vista o primeiro objetivo (a) foi possível concluir que: análises morfológicas realizadas a partir do re-estudo de caracteres anteriormente publicados, em conjunto com a proposição de novos caracteres, apontam para o seguinte relacionamento entre os gêneros de Euglossina: (*Aglae* (*Exaerete* (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*))))); a remoção e/ou adição de caracteres relacionados ao hábito de vida dos gêneros influenciou de forma significativa os relacionamentos encontrados em trabalhos anteriormente publicados; a reanálise dos caracteres moleculares disponíveis, incluindo a realização de análises com modelos específicos para cada uma das partições envolvidas, corrobora o relacionamento (*Aglae* (*Exaerete* (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*))))); o valor das probabilidades posteriores associados aos clados (*Euglossa*, *Eulaema*, *Eufriesea*) e (*Eulaema* + *Eufriesea*) apresenta relação positiva e significativa com o número de caracteres utilizados nas análises bayesianas de dados moleculares; com relação ao objetivo (b), chegou-se às seguintes conclusões: a monofilia de *Eufriesea* foi mais uma vez corroborada e, dos doze grupos de espécies propostos por Kimsey (1982), apenas seis se mostraram monofiléticos em

alguma das análises empregadas (grupo **ornata**, grupo **superba**, grupo **macroglossa**, grupo **rugosa**, grupo **mussitans** e grupo **chrysopyga**; destes, apenas **ornata**, **superba**, **rugosa** e **mussitans** foram resgatados nas três análises empregadas); a monofilia de *Eufriesea* sensu Moure (1967) foi confirmada e *Euplusia* sensu Moure (1967) mostrou-se parafilético em relação à *Eufriesea* sensu Moure (1967), uma vez que *Eufriesea aeneiventris* mostrou-se mais proximamente relacionada ao clado (*E. pulchra* + *E. lucifera*) que às demais *Euplusia* sensu Moure. E com relação ao terceiro objetivo (c) os resultados apontaram para as seguintes conclusões: as redes de interação entre abelhas Euglossina e plantas fornecedoras de compostos apresentou-se estruturada por aninhamento; as plantas são, em média, mais restritivas que as abelhas em suas interações; a distribuição dos graus segue o modelo de lei de potência truncada; a influência da filogenia do grupo no número de interações apresentado por uma espécie de abelha é baixo; não existe evidência de que tenha ocorrido uma radiação adaptativa dentro da subtribo Euglossina no que diz respeito à evolução do número de interações desempenhadas; o número de interações parece estar relacionado à distribuição das espécies: encontramos uma relação significativa entre o número de interações e a distribuição geográfica de espécies do gênero *Eulaema*.

Palavras-chave: Apinae, cleptoparasitismo, Euglossina, Euglossini, *Eufriesea*, evolução, filogenia, mutualismo, rede de interação.

## ABSTRACT

Orchid bees (subtribe Euglossina) comprise approximately 200 species, divided into five genera. Two of them, *Aglae* and *Exaerete*, are cleptoparasites of *Eulaema* (*Aglae*) and *Eufriesea* (*Aglae* and *Exaerete*). Phylogenetic relationships among these genera were previously studied through morphological and molecular data, but results presented were quite conflicting. Regarding the genera of the subtribe, *Eufriesea* – the second with more species – presents no available phylogenetic hypothesis regarding its species. Other important question regards the behavior of euglossine males that collect aromatic compounds which are widely distributed in nature, mainly in flowers. The study of the structure of interactions among males and floral sources is extremely important for understanding the evolution of this biological trait of males. The present study aim to (a) study the phylogenetic relationships among euglossine genera through molecular and morphological characters; (b) study the phylogenetic relationships among the species of *Eufriesea* and evaluate the species groups proposed by Kimsey (1982); (c) evaluate the structure of existing interactions between male euglossine and plants which offer aromatic compounds. Regarding the first objective (a), we concluded that: morphological analysis, performed from previously published characters and new characters presented here, point to the following relationships among orchid bee genus: (*Aglae* (*Exaerete* (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*))))); removal or adiction of characters related to parasitic habits was capable of influencing the topologies found in previously suggested hypothesis; reanalysis of molecular data, including the application of specific evolutionary models to each gene partition, corroborate the topology (*Aglae* (*Exaerete* (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*))))); posterior probability values associated to clades (*Euglossa*, *Eulaema*, *Eufriesea*) and (*Eulaema* + *Eufriesea*) were positively related to the number of characters utilized in molecular bayesian analysis; regarding the second goal (b), we concluded that: the monophyly of *Eufriesea* were corroborated once more and just six of the twelve species group proposed by Kimsey (1982) were supported: **ornata** group, **superba** group, **macroglossa** group, **rugosa** group, **mussitans** group and **chrysopyga** group; just four of them (**ornata**, **superba**, **rugosa** and **mussitans**) were found on the three analysis carried out (parsimony with equal weights, parsimony with implicit weights and bayesian analysis); the monophyly of *Eufriesea sensu* Moure (1967) were confirmed and *Euplusia sensu* Moure (1967) is paraphyletic with *Eufriesea sensu* Moure, since *Eufriesea aeneiventris* was found to be more closely related to the clade (*E. pulchra* + *E. lucifera*) than to the remaining species of *Euplusia sensu* Moure; and finally, regarding the third objective (c), we concluded that the interaction networks between euglossine bees and plants are nested; plants seem

to be more restrictive than bees regarding the number of interacting partners; degree distribution, regarding bees, follows a truncated powerlaw distribution; phylogeny influence on the number of interactions presented by a bee species is weak; there is no evidence pointing the occurrence of an adaptative radiation inside the Euglossina subtribe regarding the evolution of the number of plant partners; the number of plant partners seems to be related to the distribution of bee species: we found a significantly relation between number of interacting partners and geographical distribution of species in the genus *Eulaema*.

Keywords: Apinae, cleptoparasitism, Euglossina, Euglossini, evolution, interaction network, mutualism, orchid bees, phylogeny.

## ÍNDICE

<b>Capítulo 1: Reavaliação das relações filogenéticas entre os gêneros de Euglossina (Hymenoptera, Apidae) a partir da análise de dados morfológicos e moleculares .....</b>	<b>1</b>
RESUMO .....	2
ABSTRACT .....	3
1. INTRODUÇÃO .....	4
2. OBJETIVOS .....	8
3. MATERIAL E MÉTODOS .....	8
3.1. Análises moleculares .....	8
3.1.1. Táxons analisados .....	8
3.1.2. Obtenção de seqüências .....	9
3.1.3. Alinhamento .....	11
3.1.4. Análises .....	11
3.1.5. Testes de hipóteses .....	14
3.2. Análises morfológicas .....	14
3.2.1. Levantamento de novos caracteres e táxons analisados .....	14
3.2.2. Reanálise de matrizes anteriormente publicadas .....	15
3.2.3. Análise de dados .....	16
3.2.4. Testes de hipóteses .....	16
4. RESULTADOS .....	18
4.1. Análises moleculares .....	18
4.1.1. Características das seqüências analisadas .....	18
4.1.2. Relações filogenéticas entre os táxons analisados .....	19
4.2. Análises morfológicas .....	22
4.2.1. Influência da adição e remoção de caracteres relacionados ao parasitismo nas topologias de Engel (1999), Michel-Salzat et al. (2004) e Anjos-Silva et al. (2007) .....	22
4.2.2. Reanálise das relações filogenéticas entre os gêneros de Euglossina .....	25

4.2.2.1. Lista de caracteres .....	25
4.2.2.2. Relacionamento entre os gêneros de Euglossina .....	36
4.2.3. Testes de hipóteses .....	37
5. DISCUSSÃO .....	38
5.1. Considerações sobre os resultados baseados em análises moleculares .....	38
5.2. Considerações sobre os resultados baseados em análises morfológicas .....	44
5.3. Monofilia dos gêneros de Euglossina e hipótese de relacionamento entre eles .....	51
6. CONCLUSÕES .....	59
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	60
 <b>Capítulo 2: Filogenia de <i>Eufriesea</i> Cockerell (Hymenoptera, Euglossina) .....</b>	<b>96</b>
RESUMO .....	97
ABSTRACT .....	97
1. INTRODUÇÃO .....	98
2. OBJETIVOS .....	101
3. MATERIAL E MÉTODOS .....	102
3.1. Levantamento de caracteres e táxons analisados .....	102
3.2. Análise de dados .....	104
4. RESULTADOS .....	105
4.1. Lista de caracteres .....	105
4.2. Hipóteses de relacionamento entre as espécies de <i>Eufriesea</i> Cockerell .....	123
5. DISCUSSÃO .....	125
6. CONCLUSÕES .....	134
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	134

<b>Capítulo 3: Análise da estrutura das interações entre machos de Euglossina (Hymenoptera, Apidae) e plantas fornecedoras de compostos aromáticos .....</b>	<b>152</b>
RESUMO .....	153
ABSTRACT .....	154
1. INTRODUÇÃO .....	155
2. OBJETIVOS .....	159
3. MATERIAL E MÉTODOS .....	159
3.1. Matrizes de dados .....	159
3.2. Análises de aninhamento e de estruturação das matrizes .....	160
3.3. Redes de interação .....	161
3.4. Estruturação filogenética do número de interações das espécies de Euglossina .....	162
3.5. Relação entre os valores de $k$ e a distribuição geográfica de espécies de <i>Eulaema</i> ....	163
4. RESULTADOS .....	164
4.1. Matrizes de dados .....	164
4.2. Estruturação das matrizes .....	165
4.2.1. Análises de aninhamento .....	165
4.2.2. Análises de co-ocorrência .....	166
4.2.3. Análises de assimetria .....	167
4.2.4. Análise da distribuição do grau .....	167
4.3. Redes de interação .....	167
4.4. Estruturação filogenética e evolução do número de interações ( $k$ ) nas espécies de Euglossina .....	168
4.5. Relação entre os valores de $k$ e a distribuição geográfica de espécies de <i>Eulaema</i> ....	170

5. DISCUSSÃO .....	170
5.1. Estruturação das interações entre machos de Euglossina e plantas produtoras de compostos aromáticos .....	170
5.2. Evolução do número de interações entre machos de espécies de Euglossina e plantas fornecedoras de compostos .....	181
6. CONCLUSÕES .....	186
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	186
ANEXOS .....	204



## LISTA DE TABELAS

### Capítulo 1

Tabela 1. Espécies incluídas nas análises filogenéticas envolvendo dados moleculares e respectivos números de acesso das sequências no GenBank. .... 72

Tabela 2. Características das partições utilizadas nas análises moleculares: frequência de bases, valores do parâmetro alfa e modelo selecionado para cada uma delas. .... 74

Tabela 3. Resumo das 31 análises de inferência bayesiana. (x): monofilia do agrupamento presente. Ag: *Aglae*; Ef: *Eufriesea*; Eg: *Euglossa*; El: *Eulaema*; Ex: *Exaerete*. Entre parênteses o número de vezes em que a monofilia em questão foi corroborada na análises envolvendo um, dois, três, quatro e cinco genes; (5,10,10,5,1) indicaria o maior número de vezes em que um agrupamento poderia ser encontrado. .... 75

Tabela 4. Resumo das 31 análises de máxima verossimilhança. (x): monofilia do agrupamento presente. Ag: *Aglae*; Ef: *Eufriesea*; Eg: *Euglossa*; El: *Eulaema*; Ex: *Exaerete*. Entre parênteses o número de vezes em que a monofilia em questão foi corroborada na análises envolvendo um, dois, três, quatro e cinco genes; (5,10,10,5,1) indicaria o maior número de vezes em que um agrupamento poderia ser encontrado. .... 76

Tabela 5. Resumo das 31 análises de parcimônia. (x): monofilia do agrupamento presente. Ag: *Aglae*; Ef: *Eufriesea*; Eg: *Euglossa*; El: *Eulaema*; Ex: *Exaerete*. Entre parênteses o número de vezes em que a monofilia em questão foi corroborada na análises envolvendo um, dois, três, quatro e cinco genes; (5,10,10,5,1) indicaria o maior número de vezes em que um agrupamento poderia ser encontrado. .... 77

Tabela 6. Matriz dos estados de caráter propostos nas análises morfológicas das relações filogenéticas entre os gêneros de Euglossina. .... 78

### Capítulo 2

Tabela 1. Matriz dos estados de caráter propostos nas análises morfológicas das relações filogenéticas entre as espécies de *Eufriesea*. .... 140

## LISTA DE FIGURAS

### Capítulo 1

- Figura 1. Gráficos dos testes de saturação para cada uma das cinco partições analisadas, onde: (x) transição e (?) transversão; (s and v) número observado de substituições dados os modelos específicos; A: 16S; B: COI; C: CytB; D: Ef1a; E: LwRh. .... 80
- Figura 2. Filogenia construída a partir da análise conjunta das cinco partições estudadas, 16S+COI+Ef1a+LwRh+CytB (59 terminais e 3229 caracteres), através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó. .... 81
- Figura 3. Filogenia construída a partir da análise combinada das cinco partições 16S+COI+CytB+Ef1a+LwRh (59 terminais, 3229 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança. Os valores de bootstrap dos clados de interesse (relação entre os gêneros de *Euglossina*) estão indicados nos nós correspondentes. .... 82
- Figura 4. Árvore de consenso estrito das 5000 árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 4620; CI: 0,48; RI: 0,39) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação de todos os genes estudados – 16S+COI+Ef1a+LwRh+CytB (58 terminais; 2624 caracteres; 803 caracteres informativos de parcimônia). .... 83
- Figura 5. Árvore não enraizada construída a partir da análise conjunta das cinco partições estudadas, 16S+COI+Ef1a+LwRh+CytB (59 terminais e 3229 caracteres; evidência total), através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó. .... 84
- Figura 6. Árvore não enraizada construída a partir da análise combinada das cinco partições 16S+COI+CytB+Ef1a+LwRh (59 terminais, 3229 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança. Os valores de bootstrap dos clados de interesse estão indicados nos nós correspondentes. .... 85
- Figura 7. Filogenia construída a partir da análise de evidência total (caracteres morfológicos e moleculares; 70 terminais, 3306 caracteres), inferida através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó. .... 86
- Figura 8. Reanálise da matriz de caracteres proposta por Engel (1999). A: consenso estrito das três árvores mais parcimoniosas encontradas com pesagem igual de caracteres da matriz original (valores do suporte de Bremer à frente dos nós correspondentes); B: consenso estrito das seis árvores encontradas com pesagem igual de caracteres da matriz modificada; C: consenso estrito das três árvores obtidas com a pesagem implícita de caracteres na matriz original; D: consenso estrito das três árvores obtidas com a pesagem implícita de caracteres na matriz modificada. .... 87
- Figura 9. Reanálise da matriz de caracteres proposta por Anjos-Silva et al. (2007). A: árvore mais parcimoniosas encontrada com pesagem igual de caracteres da matriz original (valores do suporte de Bremer à frente dos nós correspondentes); B: consenso estrito das quatro árvores mais parcimoniosas encontradas com pesagem igual de caracteres da matriz modificada; C: cladograma obtido com a pesagem implícita de caracteres na matriz original; D: cladograma obtido com a pesagem implícita de caracteres na matriz modificada. .... 88

Figura 10. Reanálise da matriz de caracteres proposta por Michel-Salz et al. (2004). A: consenso estrito das duas árvores mais parcimoniosas encontradas com pesagem igual de caracteres da matriz original (valores do suporte de Bremer à frente dos nós correspondentes); B: árvore mais parcimoniosa encontrada com pesagem igual de caracteres da matriz modificada; C: consenso estrito das duas árvores mais parcimoniosas obtidas com a pesagem implícita de caracteres na matriz original; D: cladograma obtido com a pesagem implícita de caracteres na matriz modificada. ....	89
Figura 11. Árvore filogenética obtida através da análise de inferência bayesiana dos caracteres morfológicos presentes na matriz publicada por Engel (1999). ....	90
Figura 12. Árvore filogenética obtida através da análise de inferência bayesiana dos caracteres morfológicos presentes na matriz publicada por Anjos-Silva et al. (2007). ....	91
Figura 13. Árvore filogenética obtida através da análise de inferência bayesiana dos caracteres morfológicos presentes na matriz publicada por Michel-Salz et al. (2004). ....	92
Figura 14. Consenso estrito das oito árvores mais parcimoniosas (comprimento: 105 passos; CI: 0,75; RI: 0,86) encontradas a partir da análise sem pesagem dos caracteres da análise da matriz de dados morfológicos estudada no presente trabalho. Os valores de suporte de Bremer são apresentados abaixo do ramo ao qual se relaciona. ....	93
Figura 15. Cladograma encontrado a partir da análise com pesagem implícita dos caracteres da matriz de dados morfológicos estudada no presente trabalho (comprimento: 103 passos; CI: 0,76; RI: 0,87; ajuste total: 606,0). ....	94
Figura 16. Árvore filogenética obtida através da análise de inferência bayesiana dos caracteres morfológicos re-estudados e propostos no presente trabalho. ....	95

## Capítulo 2

Figuras 1–6. 1: sulco na área posterior dos ocelos laterais de <i>Eufriesea violacea</i> ; 2: depressão na área polida da frente de <i>Eufriesea superba</i> ; 3: depressão no clipeo na altura das pontes do tentório, <i>Eufriesea convexa</i> ; 4: sutura epistomal, <i>Eufriesea fragrocara</i> ; 5: sutura epistomal, <i>Eufriesea lucifera</i> ; 6: labro, <i>Eufriesea excellens</i> . Todas as escalas: 1 mm. ....	144
Figuras 7–12. 7: mandíbula de <i>Eufriesea excellens</i> ; 8: mesoscuto de <i>Eufriesea pulchra</i> ; 9: mesoscuto de <i>Eufriesea venusta</i> ; 10: sulcos do escutelo de <i>Eufriesea violacea</i> ; 11: tíbia média de <i>Eufriesea macroglossa</i> ; 12: fímbrias no ápice da tíbia posterior, <i>Eufriesea laniventris</i> . Todas as escalas: 1 mm. ....	145
Figuras 13–18. 13: fímbria no ápice da tíbia posterior, <i>Eufriesea violacea</i> ; 14: tíbia posterior de <i>Eufriesea surinamensis</i> ; 15: recorte do sétimo tergo de <i>Eufriesea caerulescens</i> ; 16: recorte no sétimo esterno de <i>Eufriesea violacea</i> ; 17: lobos na região anterior do oitavo esterno, <i>Eufriesea pulchra</i> ; 18: gonóstilo de <i>Eufriesea pulchra</i> . Todas as escalas: 1 mm. ....	146
Figura 19. Árvore mais parcimoniosa (comprimento: 414; Ci= 0,33; Ri= 0,60) encontrada a partir da análise com pesagem igual dos caracteres. Os valores de suporte de Bremer são apresentados abaixo do ramo ao qual se relaciona. Otimização não ambígua. ....	147

Figura 20. Árvore mais parcimoniosa (comprimento: 414; $Ci= 0,33$ ; $Ri= 0,60$ ) encontrada a partir da análise com pesagem igual dos caracteres. Otimização acelerada. ....	148
Figura 21. Árvore mais parcimoniosa (comprimento: 421; $Ci= 0,33$ ; $Ri= 0,59$ ) encontrada a partir da análise com pesagem implícita dos caracteres. Otimização não ambígua. ....	149
Figura 22. Árvore mais parcimoniosa (comprimento: 421; $Ci= 0,33$ ; $Ri= 0,59$ ) encontrada a partir da análise com pesagem implícita dos caracteres. Otimização acelerada. ....	150
Figura 23. Relacionamento entre as espécies do gênero <i>Eufriesea</i> , hipotetizado através da análise de inferência bayesiana dos caracteres estudados. ....	151

### Capítulo 3

Figura 1: Frequência dos graus nas matrizes de interação entre abelhas (vermelho) e plantas fornecedoras de compostos aromáticos (azul): em cima, relação entre machos de <i>Euglossina</i> e plantas de diferentes famílias; meio, abelhas e <i>Orchidaceae</i> ; embaixo, abelhas e orquídeas polinizadas pelos machos. ....	194
Figura 2: Interações entre machos de espécies de <i>Euglossina</i> e plantas fornecedoras de compostos aromáticos (de diferentes famílias vegetais): 263 espécies de plantas (linhas) e 114 espécies de abelhas (colunas); quadrados negros demonstram existência de interação; a matriz está ordenada das espécies com mais para as com menos interações. ....	195
Figura 3: Interações entre machos de espécies de <i>Euglossina</i> e orquídeas fornecedoras de compostos aromáticos: 226 espécies de orquídeas (linhas) e 107 espécies de abelhas (colunas); quadrados negros demonstram existência de interação; a matriz está ordenada das espécies com mais para as com menos interações. ....	196
Figura 4: Interações entre machos de espécies de <i>Euglossina</i> e orquídeas fornecedoras de compostos aromáticos, comprovadamente polinizadas por estas abelhas: 209 espécies de orquídeas (linhas) e 105 espécies de abelhas (colunas); quadrados negros demonstram existência de interação; a matriz está ordenada das espécies com mais para as com menos interações. ....	197
Figura 5: Distribuição da especialização assimétrica em interação entre machos de <i>Euglossina</i> e plantas fornecedoras de compostos aromáticos; Especialização média dos parceiros de uma espécie (p) versus o grau de especialização desta espécie (s): (A) abelhas x plantas de diferentes famílias; (B) abelhas x orquídeas; (C) abelhas x orquídeas polinizadas por machos de <i>Euglossina</i> . ....	198
Figura 6: Relação log-log do grau acumulado descrevendo a probabilidade de se encontrar uma espécie de abelha que interaja com pelo menos k plantas na mesma rede de interação: (A) abelhas x plantas em geral (ajuste: $r= -0,9634$ ; $p= 0,0000$ ); (B) abelhas x orquídeas (ajuste: $r= -0,9652$ ; $p= 0,0000$ ); (C) abelhas x orquídeas polinizadas pelos machos de espécies de <i>Euglossina</i> (ajuste: $r= -0,9648$ ; $p= 0,0000$ ). ....	199
Figura 7: Rede bipartida demonstrando as interações entre plantas fornecedoras de compostos (de diferentes famílias vegetais) e machos de espécies de <i>Euglossina</i> ; os nós à esquerda representam as plantas (263 espécies) e os à direita as abelhas (114 espécies); a conexão por uma linha indica existência de interação entre este par de organismos (759 interações observadas). ....	200
Figura 8: Rede bipartida demonstrando as interações entre orquídeas fornecedoras de compostos e	

machos de espécies de Euglossina; os nós à esquerda representam as plantas (226 espécies) e os à direita as abelhas (107 espécies); a conexão por uma linha indica existência de interação entre este par de organismos (664 interações observadas). ..... 201

Figura 9: Rede bipartida demonstrando as interações entre orquídeas fornecedoras de compostos (sabidamente polinizadas por machos de Euglossina) e espécies desta subtribo; os nós à esquerda representam as plantas (209 espécies) e os à direita as abelhas (105 espécies); a conexão por uma linha indica existência de interação entre este par de organismos (639 interações observadas). ... 202

Figuras 10: Mapas da distribuição de algumas espécies de *Eulaema* na região neotropical. Os pontos representam registros conhecidos e a área hachurada o polígono mínimo convexo calculado a partir destes pontos: (A) *E. meriana*; (B) *E. cingulata*; (C) *E. nigrita*; (D) *E. polychroma*; (E) *E. mocsaryi*; (F) *E. polyzona*; (G) *E. speciosa*; (H) *E. peruviana*. ..... 203

## PREFÁCIO

“Abelhas das orquídeas. Estes pontos luminosos mágicos de verde e azul brilhante, atirando-se, planando, voltando-se para olhá-lo nos olhos antes de desaparecer em direção ao horizonte distante”. A primeira frase do livro “Orchid bees of tropical America: biology and field guide” (Roubik & Hanson 2004) ilustra, de forma bastante apropriada, o fascínio que as abelhas da subtribo Euglossina (Roig-Alsina & Michener 1993; Silveira et al. 2002) exercem sobre aqueles que as estudam, fascínio este que – tal o exemplo citado anteriormente – vez por outra aparece na forma de palavras que fogem ao texto técnico característico dos trabalhos científicos. A gama de cores encontrada em indivíduos de algumas espécies é tanta, que o simples exame de alguns deles ao microscópio estereoscópico, prova que cores pouco usuais como “azul-aço”, “verde-azul”, “verde-garrafa”, “verde-dourado” e “negro-castanha com reflexos bronzeados violáceos”, utilizadas em algumas descrições de espécies (Moure 1976; 1999) realmente possam existir.

As primeiras descrições de espécies do grupo foram realizadas por Linnaeus (1758) e Fabricius (1787) ainda como pertencentes ao gênero *Apis*. Mas foi no final do século XIX e início do século XX que o número de descrições deu um salto considerável (Moure et al. 2007; Nemésio 2009), principalmente com os trabalhos de Mócsary (1896; 1897; 1898; 1908) e Friese (p. ex. 1899; 1900; 1903; 1912; 1923). O advento da técnica de atração e coleta de machos com o emprego de iscas aromáticas sintéticas (Dodson et al. 1969) levou a um aumento considerável no conhecimento da diversidade das espécies do grupo, principalmente de *Euglossa* (Nemésio 2009). As palavras de Moure (1978:253) ilustram bem o impacto desta nova metodologia na disponibilidade de espécimes em coleções: “por exemplo: *Euglossa sapphirina* por mim descrita poucos anos atrás (1968) [Moure 1968] do Panamá e Costa Rica, foi encontrada na Amazônia, sul da Bahia, Espírito Santo e Rio de Janeiro, utilizando-se os novos meios de captura desenvolvidos por Dodson e Dressler. Antes dessas técnicas as euglossinas eram raríssimas nas coleções, particularmente os machos, dando-se agora o inverso”. O próprio Moure (p. ex. 1943; 1947; 1950; 1960a,b,c; 1963; 1966; 1967a,b; 1968; 1969; 1970; 1976; 1978; 1989; 1999; 2003), inclusive, foi quem mais contribuiu de forma individual com o conhecimento da diversidade da subtribo, descrevendo 54 táxons (Urban 2003; Nemésio 2009). Muitos outros autores contribuíram de forma significativa com a taxonomia do grupo (p. ex. Dressler 1978a,b; 1982a,b,c; Kimsey 1977; 1979; 1982; Bembé 2007; Nemésio 2005; 2006; 2007; 2008; 2009; Oliveira 2006a; Rasmussen & Skov 2006; Ramírez 2005; 2006; Hinojosa-Díaz & Engel 2007; Roubik 2004; Faria Jr & Melo 2007) sendo que hoje são reconhecidas, aproximadamente, 200 espécies na subtribo (Moure et al. 2007). O problemas taxonômicos,

entretanto, persistem, principalmente envolvendo os dois gêneros mais especiosos (*Eufriesea* e *Euglossa*), o que consitui um verdadeiro impedimento para o desenvolvimento de trabalhos em ecologia, genética, biologia molecular, utilizando estes organismos como modelos (Nemésio 2009; ver Roubik 2004; Roubik & Hanson 2004).

Outro problema envolvendo os dois gêneros mais especiosos da subtribo relaciona-se à inexistência de estudos tratando dos relacionamentos filogenéticos entre as espécies. A taxonomia destes dois gêneros envolve a existência de grupos de espécies (Dressler 1978b; Kimsey 1982; Moure 1999) cuja validade, como grupos naturais, ainda não foi testada. Além de *Aglae*, um gênero monotípico, a subtribo é composta por *Exaerete* e *Eulaema*, cujas relações filogenéticas já foram avaliadas (*Exaerete*: Engel 1999; Anjos-Silva et al. 2007; *Eulaema*: Oliveira 2006b). Estes relacionamentos (principalmente o de *Exaerete*), entretanto, foram propostos com base no estudo de poucos caracteres, da mesma forma que a maior parte dos estudos envolvendo a filogenia dos gêneros da subtribo baseada em caracteres morfológicos (Kimsey 1982; 1987; Engel 1999; Michel-Salz et al. 2004; Oliveira 2006b; Anjos-Silva et al. 2007). Talvez esta seja uma das explicações para o fato que, quando se compara os resultados apresentados por estes trabalhos, as hipóteses de relacionamento sejam bastante conflitantes. A proposição de hipóteses de relacionamento entre táxons baseada na utilização de caracteres moleculares (e que com o tempo parece ter se tornado o paradigma dominante em estudos desta natureza; ver, p. ex., Hillis 1987; Rokas et al. 2003; Scotland et al. 2003; Wiens 2004) já foi empregada em estudos da filogenia da subtribo (Michel-Salz et al. 2004), corroborando uma das hipóteses advindas de estudos morfológicos: (*Aglae* (*Exaerete* (*Euglossa* (*Eulaema*, *Eufriesea*))))). Um estudo subsequente (Darveau et al. 2005) – também baseado em caracteres moleculares – todavia, sugere um outro relacionamento entre as espécies da subtribo: (*Euglossa* (*Exaerete* (*Eulaema*, *Eufriesea*))). Dado o hábito de *Exaerete* (Bennett 1972; Garófalo & Rozen 2001; Ramírez et al. 2002), um gênero cleptoparasita associado a ninhos de *Eulaema* e *Eufriesea*, este posicionamento é muito relevante: Se a regra de Emery (Emery 1909; revista em Wilson 1971; Lowe et al. 2002), que sugere que parasitas seriam mais proximamente relacionados aos seus hospedeiros que a outras linhagens, puder ser aplicada aos euglossíneos, é de se esperar que *Aglae* e *Exaerete* sejam proximamente relacionadas aos seus gêneros hospedeiros, *Eulaema* e *Eufriesea* (ver Michel-Salz et al. 2004). Além disso, o entendimento das relações filogenéticas entre os gêneros de Euglossina pode ser importante para que se entenda o relacionamento da subtribo, como um todo, com os outros táxons da tribo Apini, fato este que se torna ainda mais relevante quando se considera que os Euglossina sejam a única subtribo onde as espécies não apresentam comportamento eussocial desenvolvido (p. ex. Michener 1944; Kawakita et al. 2008).

Outra peculiaridade que sempre motivou o estudo das abelhas da subtribo Euglossina é a da relação existente entre machos destas espécies e plantas fornecedoras de compostos aromáticos. O comportamento de coleta destes compostos é bem documentado, mas o significado biológico e a função do acúmulo destes compostos ainda não são totalmente conhecidos (Dodson et al. 1969; Eltz et al. 1999). Os primeiros observadores deste comportamento (p. ex. Crüger 1865; Allen 1950) acreditavam que os machos visitavam as flores para alimentação, dilacerando os tecidos vegetais com suas mandíbulas. As diferentes hipóteses existentes atualmente, entretanto, sugerem que estes compostos estejam relacionados à sinalização química envolvida em comportamentos de marcação de território, corte e acasalamento (Eltz et al. 1999; Ramirez et al. 2002; Cameron 2004). Muito embora estes compostos não sejam adquiridos apenas em flores (p. ex. Roubik & Hanson 2004), a existência de um complexo sistema de relações entre estas abelhas e as Orchidaceae (família vegetal mais envolvida na disponibilização de aromáticos) é notada desde Darwin (1862) (*apud* Roubik & Hanson 2004) no livro “*The various contrivances by which orchids are fertilized by insects*”. A ocorrência de mecanismos de polinização pouco usuais envolvendo alguns grupos de orquídeas e os machos (p. ex. Allen 1954; Dodson 1962; Dressler 1967; Ackerman 1983) foi tomada, por muitos, como exemplo de coevolução entre estes pares, como sugerido por Robinson (1984:68): “a polinização de algumas orquídeas dos trópicos do Novo Mundo por abelhas euglossinas é um exemplo único de coevolução intrincada em interações inseto-plantas”. Mas esta proposição não é unânime, sendo que alguns autores defendem que as orquídeas (e mesmo outras plantas) possam ter explorado um comportamento de coleta de fragrâncias pré-existente nestas abelhas (Williams 1982; Ackerman 1983; Cameron 2004; Roubik & Hanson 2004). De forma geral, a interação entre orquídeas e abelhas foi estudada entre pares de organismos (ver Williams 1982; Ackerman 1983; Roubik & Hanson 2004), buscando entender interações entre espécies, isoladamente. Ainda que interações par a par tenham tido sempre um papel chave no estudo de ecologia e evolução, o crescente aumento na disponibilização de dados biológicos, somado ao aumento na capacidade computacional diretamente relacionada à análise destes dados, tem possibilitado a mudança de paradigma para estudo mais abrangentes, envolvendo redes de interação (Proulx et al. 2005). Estudos de redes de interação mutualistas têm possibilitado a compreensão de padrões estruturais que não seriam conhecidos em abordagens par a par (Bascompte et al. 2003; Lewinsohn et al. 2006; Vázquez et al. 2009).

Em sendo assim, o presente trabalho pretende contribuir com o conhecimento da biologia e evolução das abelhas da subtribo Euglossina, re-estudando a filogenia dos gêneros do grupo (através de caracteres morfológicos e moleculares), estudando o relacionamento das espécies de *Eufriesea*



(um dos gêneros negligenciados neste tipo de estudo), e analisando as interações entre abelhas e plantas fornecedoras de compostos através de uma abordagem de redes de interação.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ackerman, J. D. 1983. Specificity and mutual dependency of the orchid-euglossine bee interaction. **Biological Journal of the Linnean Society** **20**: 301–314.
- Allen, P. H. 1950. Pollination in *Coryanthes speciosa*. **American Orchid Society Bulletin** **19**: 528–536.
- Allen, P. H. 1954. Pollination in *Gongora maculata*. **Ceiba** **4**: 121–175.
- Anjos-Silva, E. J.; Engel, M. S. & S. R. Andena. 2007. Phylogeny of the cleptoparasitic bee genus *Exaerete* (Hymenoptera: Apidae). **Apidologie** **38**: 1–7.
- Bascompte, J.; P. Jordano & J. M. Olesen. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. **Science** **312**: 431–433.
- Bembé, B. 2007. Revision der *Euglossa cordata*-Gruppe und Untersuchungen zur Funktionsmorphologie und Faunistik der Euglossini (Hymenoptera, Apidae). **Entomofauna** **14**: 1–146.
- Bennett, F. D. 1972. Observations on *Exaerete* spp. and their hosts *Eulaema terminata* and *Euplusia surinamensis* (Hymen., Apidae, Euglossinae) in Trinidad. **Journal of the New York Entomological Society** **80**: 118–124.
- Cameron, S. A. 2004. Phylogeny and biology of Neotropical orchid bees (Euglossini). **Annual Review of Entomology** **49**: 377–404.
- Crüger, H. 1865. A few notes on the fecundation of orchids and their morphology. **Journal of the Linnean Society – Botany** **8**: 127–135.
- Dodson, C. H. 1962. Pollination and variation in the subtribe Catasetinae (Orchidaceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden** **49**: 35–56.
- Dodson, C. H.; R. L. Dressler; H. G. Hills & N. H. Williams. 1969. Biologically active compounds in orchid fragrances. **Science** **164**: 1243–1249.
- Dressler, R. L. 1967. Why do euglossine bees visit orchid flowers? **Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica** **5**: 171–180.
- Dressler, R. L. 1978a. New species of *Euglossa* from Mexico and Central America. **Revista de Biologia Tropical** **26**: 167–185.
- Dressler, R. L. 1978b. An infrageneric classification of *Euglossa*, with notes on some features of special taxonomic importance (Hymenoptera; Apidae). **Revista de Biologia Tropical** **26**: 187–198.
- Dressler, R. L. 1982a. New species of *Euglossa* II. (Hymenoptera: Apidae). **Revista de Biologia Tropical** **30**: 121–129.
- Dressler, R. L. 1982b. New species of *Euglossa* III. The bursigera species group (Hymenoptera: Apidae). **Revista de Biologia Tropical** **30**: 131–140.
- Dressler, R. L. 1982c. New species of *Euglossa* IV. The cordata and purpurata species groups. **Revista de Biologia Tropical** **30**: 141–150.
- Eltz, T.; W. M. Whitten; D. W. Roubik & K. E. Linsenmair. 1999. Fragrance collection, storage, and accumulation by individual male orchid bees. **Journal of Chemical Ecology** **25**: 157–176.
- Emery, C. 1909. Über den Ursprung der dullotischen, parasitischen and myrmikophilen Ameisen. **Biologisches Centralblatt** **29**: 352–362.
- Engel, M. S. 1999. The first fossil *Euglossa* and phylogeny of the orchid bees (Hymenoptera: Apidae, Euglossini). **American Museum Novitates** **3272**: 1–14.
- Fabricius, J. C. 1787. *Mantissa Insectorum sistens eorum species nuper detectas adjectis characteribus genericis, differentiis specificis, emedationibus, overvationibus*. Vol. 1, Christi. Gottl. Proft, Copenhagen.
- Faria Jr., L. R. R. & G. A. R. Melo. 2007. Species of *Euglossa* (*Glossura*) in the Brazilian Atlantic forest, with taxonomic notes on *Euglossa stellfeldi* Moure (Hymenoptera, Apidae, Euglossina). **Revista Brasileira de Entomologia** **51**: 275–284.
- Friese, H. 1899. Monographie der Bienengattung *Euglossa* Latr. **Természetrájsi Füzetek** **22**: 117–172.
- Friese, H. 1900. Bernerkungen zur bienengattung *Euglossa*. **Természetrájsi Füzetek** **23**: 121–122.
- Friese, H. 1903. Nachtrag zur Monographie der Bienengattung *Euglossa*. **Annales Historico Naturalis dei Musei Nationalis Hungarici** **1**: 574–575.
- Friese, H. 1912. Neue und wenig bekannte Bienenarten der neotropischen Region. **Archiv für Naturgeschichte, Abteilung A** **78**: 198–226.

- Friese, H. 1923. Über einige neue *Euglossa*-Arten. **Konowia** 2: 24–28.
- Garófalo, C. A. & J. G. Rozen. 2001. Parasitic behavior of *Exaerete smaragdina* with descriptions of its immature oocyte and larval instars (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). **American Museum Novitates** 3349: 1–26.
- Hillis, D. M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. **Annual Review of Ecology and Systematics** 18: 23–42.
- Hinojosa-Díaz, I. & M. Engel. 2007. Two new orchid bees of the subgenus *Euglossella* from Peru (Hymenoptera: Apidae). **Beitrage für Entomologie** 58: 97–105.
- Kawakita A.; J. S. Ascher; T. Sota; M. Kato & D. W. Roubik. 2008. Phylogentic analysis of the corbiculate bee tribes based on 12 nuclear protein-coding genes (Hymenoptera: Apoidea: Apidae). **Apidologie** 39: 163–175.
- Kimsey, L. S. 1977. New species in the genera *Euplusia* and *Eufriesia*. **Pan-Pacific Entomologist** 53: 8–18.
- Kimsey, L. S. 1979. An illustrated key to the genus *Exaerete* with descriptions of male genitalia and biology (Hymenoptera: Euglossini, Apidae). **Journal of the Kansas Entomological Society** 52: 735–746.
- Kimsey, L. S. 1982. Systematics of bees of the genus *Eufriesia*. **University of California Publications in Entomology** 95: 1–125.
- Kimsey, L. S. 1987. Generic relationships within the Euglossini (Hymenoptera: Apidae). **Systematic Entomology** 12: 63–72.
- Lewinsohn, T. M.; P. I. Prado; P. Jordano; J. Bascompte & J. M. Olesen. 2006. Structure in plant-animal interaction assemblages. **Oikos** 113: 174–184.
- Linnaeus, C. 1758. **Systema Naturae per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis**. Editio decima, reformata. I. Laurentii Salvii, Holmiae.
- Lowe, R. M.; S. A. Ward & R. H. Crozier. 2002. The evolution of parasites from their hosts: intra- and interspecific parasitism and Emery's rule. **Proceedings of the Royal Society of London B** 269: 1301–1305.
- Michel-Salzat, A.; S. A. Cameron; M. L. Oliveira. 2004. Phylogeny of the orchid bees (Hymenoptera: Apinae: Euglossini): DNA and morphology yield equivalent patterns. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 32: 309–323.
- Michener, C. D. 1944. Comparative external morphology, phylogeny, and a classification of the bees. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 82: 151–326.
- Mocsáry, A. 1896. Species hymenopterorum magnificae novae in Collectione Musaei Nationalis Hungarici. **Természetrájsi Füzetek** 19: 1–8.
- Mocsáry, A. 1897. Species septem novae generis *Euglossa* Latr. In Collectione Musaei Nationalis Hungarici. **Természetrájsi Füzetek** 20: 442–446.
- Mocsáry, A. 1898. Species novae generum *Euglossa* et *Epicharis*. **Természetrájsi Füzetek**, 21: 497–500.
- Mocsáry, A. 1908. Species tres novae magnificae generis *Euglossa*. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, 6, 580–583.
- Moure, J. S. ; G. A. R. Melo & L. R. R. Faria Jr. 2007. Tribe Euglossini, p. 214–255. In: J. S. Moure; D. Urban & G. A. R. Melo (Org.). **Catalogue of bees (Hymenoptera, Apoidea) in the neotropical region**. Curitiba, Sociedade Brasileira de Entomologia.
- Moure, J. S. (1963) Una nueva especie de *Eulaema* de Costa Rica (Hymenoptera, Apoidea). **Revista de Biología Tropical** 11: 211–216.
- Moure, J. S. (1967a) Descrição de algumas espécies de Euglossinae (Hym., Apoidea). **Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica** 5: 373–394.
- Moure, J. S. 1943. Abelhas de Batatais. **Arquivos do Museu Paranaense** 3: 188–191.
- Moure, J. S. 1947. Novos agrupamentos genéricos e algumas espécies novas de abelhas sulamericanas. **Publicações Avulsas do Museu Paranaense** 3: 1–37.
- Moure, J. S. 1950. Contribuição para o conhecimento do gênero *Eulaema* Lepeletier (Hymen. Apoidea). **Dusenía** 1: 181–200.
- Moure, J. S. 1960a. Notes on the types of Neotropical bees described by Fabricius (Hymenoptera: Apoidea). **Studia Entomologica** 3: 97–160.
- Moure, J. S. 1960b. Abelhas da região neotropical descritas por G. Gribodo (Hymenoptera Apoidea). **Boletim da Universidade do Paraná, Zoologia** 1: 1–18.
- Moure, J. S. 1960c. Notas sobre os tipos de abelhas do Brasil descritas por Perty em 1833. **Boletim da Universidade do Paraná, Zoologia** 6: 1–23.
- Moure, J. S. 1966. A key to the parasitic euglossine bees and a new species of *Exaerete* from Mexico (Hymenoptera: Apoidea). **Revista de Biología Tropical** 12: 15–18.

- Moure, J. S. 1967b. A checklist of the known euglossine bees. **Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica** 5: 395–415.
- Moure, J. S. 1968. Espécies novas de *Euglossa* da América Central. **Boletim da Universidade Federal do Paraná, Zoologia** 3: 13–64.
- Moure, J. S. 1969. The Central American species of *Euglossa* subgenus *Glossura* Cockerell, 1917 (Hymenoptera, Apidae). **Revista de Biologia Tropical** 15: 227–247.
- Moure, J. S. 1970. The species of euglossine bees of Central América belonging to the subgenus *Euglossella*. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 42: 148–157.
- Moure, J. S. 1976. Notas sobre os exemplares tipos de *Euplusia* descritos por Mocsáry. **Studia Entomologica** 19: 263–314.
- Moure, J. S. 1978. Reestudo dos tipos de algumas espécies de *Euplusia* descritos por Friese (Hymenoptera: Apidae). **Studia Entomologica** 20: 253–267.
- Moure, J. S. 1989. *Glossuropoda*, novo subgênero de *Euglossa*, e duas espécies novas da Amazônia, do mesmo subgênero (Apidae-Hymenoptera). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 84: 387–389.
- Moure, J. S. 1999. Novas espécies e notas sobre Euglossinae do Brasil e Venezuela (Hymenoptera, Apidae). **Revista Brasileira de Zoologia** 16: 91–104.
- Moure, J. S. 2003. As espécies do gênero *Eulaema* Lepeletier, 1841 (Hymenoptera, Apidae, Euglossinae). **Acta Biologica Paranaense** 29: 1–70.
- Nemésio, A. (2007) Three new species of *Euglossa* Latreille (Hymenoptera: Apidae) from Brazil. **Zootaxa** 1547: 21–31.
- Nemésio, A. 2005. Description of the male *Eufriesea nigrohirta* (Friese, 1899) (Hymenoptera: Apidae: Euglossina) with comments on the holotype, species biology and distribution. **Lundiana** 6: 41–45.
- Nemésio, A. 2006. *Euglossa anodorhynchi* sp. n. (Hymenoptera: Apidae): a new orchid bee from southern Brazil. **Neotropical Entomology** 35: 206–209.
- Nemésio, A. 2008. *Eufriesea atlantica* (Hymenoptera: Apidae), a new orchid bee from the Brazilian Atlantic Forest. **Lundiana** 8: 147–152.
- Nemésio, A. 2009. Orchid bees (Hymenoptera: Apidae) of the Brazilian Atlantic Forest. **Zootaxa** 2941: 1–242.
- Oliveira, M. L. 2006a. Três novas espécies de abelhas da Amazônia pertencentes ao gênero *Eulaema* (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). **Acta Amazonica** 36: 121–128.
- Oliveira, M. L. 2006b. Nova hipótese de relacionamento filogenético entre os gêneros de Euglossini e entre as espécies de *Eulaema* Lepeletier, 1841 (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). **Acta Amazonica** 36: 273–286.
- Proulx, S. R.; D. E. L. Promislow & P.C. Phillips. 2005. Network thinking in ecology and evolution. **Trends in Ecology and Evolution** 20: 345–353.
- Ramírez, S. 2005. *Euglossa paisa*, a new species of orchid bee from the Colombian Andes (Hymenoptera: Apidae). **Zootaxa** 1065: 51–60.
- Ramírez, S. 2006. *Euglossa samperi* n. sp., a new species of orchid bee from the Ecuadorian Andes (Hymenoptera: Apidae). **Zootaxa** 1272: 61–68.
- Ramírez, S.; R. L. Dressler & M. Ospina. 2002. Euglossine bees (Hymenoptera: Apidae) from the Neotropical Region: A species checklist with notes on their biology. **Biota Colombiana** 3: 7–118.
- Rasmussen, C. & C. Skov. 2006. Description of a new species of *Euglossa* (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) with notes on comparative biology. **Zootaxa** 1210: 53–67.
- Robinson, G. E. 1984. Orchids pollinated by euglossine bees. **Bee World** 65: 68–73.
- Roig-Alsina, A. & C. D. Michener. 1993. Studies of the phylogeny and classification of long tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). **University of Kansas Science Bulletin** 55: 357–392.
- Rokas, A., B. L. Williams, N. King, and S. B. Carroll. 2003. Genomescale approaches to resolving incongruence in molecular phylogenies. **Nature** 425: 798–804.
- Roubik, D. W. & P. E. Hanson. 2004. **Orchid bees of Tropical America. Biology and field guide**. San José, INBio. 370 p.
- Roubik, D. W. 2004. Sibling species among *Glossura* and *Glossuropoda* in the Amazon region (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). **Journal of the Kansas Entomological Society** 77: 235–253.
- Scotland, R. W., R. G. Olmstead, and J. R. Bennett. 2003. Phylogeny reconstruction: The role of morphology. **Systematic Biology** 52: 539–548.
- Silveira, F. A.; G. A. R. Melo & E. A. B. Almeida. 2002. **Abelhas Brasileiras: Sistemática e Identificação**. Belo Horizonte, Edição do autor.
- Urban, D. (2003) Catálogo das abelhas publicadas por Jesus Santiago Moure. p. 11–43. In: G. A. R. Melo & I. Alves-dos-Santos. (Eds). **Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 anos de Jesus Santiago Moure**. Editora Unesc, Criciúma.

- Vázquez, D. P.; Blüthgen, N.; Cagnolo, L. & N. P. Chacoff. Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. **Annals of Botany** **103**: 1445–1457.
- Wiens, J. J. 2004. The role of morphological data in phylogeny reconstruction. **Systematic Biology** **53**: 653–661.
- Williams, N. H. 1982. **The biology of orchids and euglossine bees**, p. 119–171. In: J. Arditti (Ed.). *Orchid Biology: Reviews and Perspectives*. Ithaca, Cornell University Press.
- Wilson, E. O. 1971. **The insects societies**. Cambridge, Harvard Bellknap.

## **CAPÍTULO 1**

**Reavaliação das relações filogenéticas entre os gêneros de Euglossina (Hymenoptera, Apidae)  
a partir da análise de dados morfológicos e moleculares**

## RESUMO

A subtribo Euglossina é composta por, aproximadamente, 200 espécies, divididas em cinco gêneros: *Aglae* Lepeletier & Serville, *Eufriesea* Cockerell, *Euglossa* Latreille, *Eulaema* Lepeletier e *Exaerete* Hoffmannsegg. Dois destes gêneros, *Aglae* e *Exaerete*, apresentam hábito cleptoparasita, relacionando-se com o gênero *Eulaema* (*Aglae*) e *Eufriesea* (*Aglae* e *Exaerete*). As relações filogenéticas destes gêneros já foram estudadas tanto com base em caracteres morfológicos quanto moleculares, mas os resultados apresentados são bastante conflitantes em alguns casos. E o conhecimento destas relações é de extrema importância, entre outras coisas, (i) para que se entenda a evolução do hábito cleptoparasita em gêneros da subtribo (e sua relação com a regra de Emery) e (ii) do hábito eussocial em Apini, uma vez que a subtribo Euglossina é a única do grupo que não apresenta espécies com tal característica. Em sendo assim, o objetivo deste capítulo é re-estudar as relações filogenéticas entre os gêneros da subtribo Euglossina com base tanto em caracteres morfológicos quanto em caracteres moleculares. As análises moleculares compreenderam todas as combinações possíveis entre cinco genes, sendo três mitocondriais (dois codificadores de proteínas, citocromo oxidase sub-unidade I [COI] e citocromo B [CytB], além do gene ribossomal 16S rDNA [16S]), e dois nucleares codificadores de proteínas (opsina, *long-wavelength rhodopsin* [LwRh] e a cópia F2 do fator de alongação 1 alfa, *elongation factor-1 $\alpha$* , *EF-1 $\alpha$*  [Ef1a]). No total foram realizadas 31 análises de parcimônia, 31 de máxima verossimilhança e 31 de inferência bayesiana. Estudaram-se caracteres morfológicos de espécies de Euglossina visando a reavaliação das relações filogenéticas entre os gêneros com base em caracteres morfológicos, em um total de 17 espécies e 77 caracteres. Além disso, a matriz de caracteres anteriormente publicadas por outros autores foram reanalisadas buscando verificar a influência da adição de caracteres relacionados ao hábito parasita nas topologias encontradas nestes trabalhos. Foi possível concluir que: (i) análises morfológicas realizadas a partir do re-estudo de caracteres anteriormente publicados, em conjunto com a proposição de novos caracteres, apontam para o seguinte relacionamento entre os gêneros de Euglossina: (*Aglae* (*Exaerete* (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*))))); (ii) a remoção e/ou adição de caracteres relacionados ao hábito de vida dos gêneros influenciou de forma significativa os relacionamentos encontrados em trabalhos anteriormente publicados; (iii) a reanálise dos caracteres moleculares disponíveis, incluindo a realização de análises com modelos específicos para cada uma das partições envolvidas, corrobora o relacionamento (*Aglae* (*Exaerete* (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*))))); (iv) o valor das probabilidades posteriores associados aos clados (*Euglossa*, *Eulaema*, *Eufriesea*) e (*Eulaema* + *Eufriesea*) apresenta relação positiva e significativa com o número de

caracteres utilizados nas análises bayesianas de dados moleculares.

## ABSTRACT

Orchid bees (subtribe Euglossina) comprise approximately 200 species, divided into five genera: *Aglae* Lepeletier & Serville, *Eufriesea* Cockerell, *Euglossa* Latreille, *Eulaema* Lepeletier e *Exaerete* Hoffmannsegg. Two of them, *Aglae* and *Exaerete*, are cleptoparasites of *Eulaema* (*Aglae*) and *Eufriesea* (*Aglae* and *Exaerete*). Phylogenetic relationships among these genera were previously studied through morphological and molecular data, but results presented were quite conflicting. The knowledge of this relationships is important, among other things, to understand the evolution of cleptoparasitic habits in some genera of the subtribe (and its implications regarding Emery's rule) and the evolution of eusocial behavior in the Apini bees, since the species of Euglossina are the only among the corbiculate bees where the eusociality is absent. The aim of this chapter was reassess the phylogenetic relationships among the euglossine genera based both on morphology and molecular data. Molecular analysis comprised all the possible combinations among five genes, three mitochondrial (two protein encoder, cytochrome oxidase subunit I [COI] and cytochrome B [CytB], and the ribosomal gene 16S rDNA [16S]), and two nuclear protein encoder genes (long-wavelength rhodopsin [LwRh] and the F2 copy of elongation factor-1 $\alpha$  [Ef1a]). All the molecular analysis totaled 31 parsimony analysis, 31 of maximum likelihood and 31 of bayesian inference. Morphology of orchid bee species were also studied seeking to the revaluation of phylogenetic relationships among genus, comprising 17 species and 77 characters. Previously published morphological datasets were also reviewed in order to assess the effects of using characters related to the parasitic habits on the found topologies. We concluded that: (i) morphological analysis, performed from previously published characters and new characters presented here, point to the following relationships among orchid bee genus: (*Aglae* (*Exaerete* (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*))))); (ii) removal or addition of characters related to parasitic habits was capable of influencing the topologies found in previously suggested hypothesis; (iii) reanalysis of molecular data, including the application of specific evolutionary models to each gene partition, corroborate the topology (*Aglae* (*Exaerete* (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*))))); (iv) posterior probability values associated to clades (*Euglossa*, *Eulaema*, *Eufriesea*) and (*Eulaema* + *Eufriesea*) were positively related to the number of characters utilized in molecular bayesian analysis.

## 1. INTRODUÇÃO

As abelhas (subfamília Apidae *sensu* Melo & Gonçalves 2005) constituem uma linhagem monofilética (Roig-Alsina & Michener 1993; Alexander & Michener 1995; Melo 1999) de himenópteros aculeados relacionada às vespas apóideas (Ampulicidae, Crabronidae, Heterogynaidae e Sphecidae) (ver Melo 1999) e composta por, aproximadamente, 16.000 espécies descritas (Michener 2000). Grande parte do interesse nas abelhas está relacionado ao fato de estes insetos desempenharem papel importantíssimo na polinização de grande parte das angiospermas (Barth 1991; Heard 1999; Steffan-Dewenter & Tscharnkte 1999; Klein et al. 2007), contribuindo de forma significativa com a prestação de serviços ambientais (Constanza et al. 1997; Kremen et al. 2004) e com a produção de frutos em espécies de plantas de interesse econômico (p. ex. Faria Jr. et al. 2008; ver Free 1993).

As relações filogenéticas entre as subfamílias de Apidae ainda são objeto de discussão. A hipótese mais tradicional (ver Alexander & Michener 1995) é a de que abelhas de língua curta (subfamílias Andreninae, Coletinae, Halictinae e Stenotritinae) seriam basais em relação às abelhas de língua longa (Apinae e Megachilinae) mais Mellitinae (que também possui língua curta). Outra hipótese (ver Danforth et al. 2006a,b) sugere que as abelhas de língua curta constituiriam o grupo irmão das abelhas de língua longa, com linhagens de Mellitinae aparecendo em posições mais próximas à raiz da topologia.

Dentre as espécies da subfamília Apinae, encontra-se uma linhagem monofilética de abelhas corbiculadas (tribo Apini *sensu* Melo & Gonçalves 2005) composta por quatro subtribos: Apina (abelhas melíferas, *Apis* spp.), Bombina (mamangavas dos gêneros *Bombus*), Meliponina (abelhas indígenas sem ferrão) e Euglossina (abelhas das orquídeas) (ver Roig-Alsina & Michener 1993; Michener 2000; Silveira et al. 2002). À despeito do número considerável de estudos tratando das relações filogenéticas entre estas subtribos, não existe consenso entre os resultados disponíveis até o presente. A importância do conhecimento destas relações pode ser percebida quando se considera o fato de os Euglossina serem a única subtribo onde as espécies não apresentam comportamento eussocial desenvolvido. A hipótese clássica (Michener 1944; também sugerida em outros estudos, p. ex. Roig-Alsina & Michener 1993; Scultz et al. 1999; Ascher et al. 2001; Noll 2002) coloca os Euglossina como grupo irmão dos demais corbiculados. Neste cenário, o surgimento de comportamento social avançado seria uma sinapomorfia de Apina, Bombina e Meliponina. Entretanto, as relações filogenéticas entre os corbiculados continuam extraordinariamente



controversas (Ascher et al. 2001; Kawakita et al. 2008), o que coloca em xeque a hipótese de um único surgimento deste comportamento (para hipóteses alternativas ver, por exemplo, Kimsey 1984; Cameron 1993; Koulianos et al. 1999; Cameron & Mardulyn 2001; Kawakita et al. 2008).

As abelhas da subtribo Euglossina formam um grupo primariamente neotropical, ocorrendo do sul dos Estados Unidos (Minckley & Reyes 1996; Skov & Wiley 2005) ao sul do Brasil (Wittmann et al. 1988) e norte da Argentina (Pearson & Dressler 1985). A importância deste grupo de abelhas na dinâmica de ecossistemas, principalmente florestais, é grande, uma vez que são importantes polinizadores de várias espécies vegetais, principalmente nas famílias Orchidaceae, Gesneriaceae, Araceae, Euphorbiaceae, Apocynaceae e Solanaceae (Williams 1982; ver Roubik & Hanson 2004; ver capítulo 3). Desta forma, os euglossíneos são considerados espécies chave nos ecossistemas florestais da região neotropical (Dodson *et al.*, 1969).

Os machos de espécies desta subtribo apresentam uma particularidade comportamental muito distintiva: a coleta de compostos aromáticos em fontes não florais e em flores de plantas de algumas famílias vegetais (principalmente em Orchidaceae) (ver Dressler 1982; Cameron 2004). A função exata destes compostos na biologia dos machos ainda não é totalmente compreendida, mas o acúmulo de evidências aponta para a relação entre estes compostos e o comportamento reprodutivo e a seleção sexual nas espécies (Eltz et al. 1999; Eltz et al. 2003; revisto em Cameron 2004 e em Roubik & Hanson 2004; ver também o capítulo 3). A morfologia dos machos também é bastante modificada, apresentando estruturas relacionadas à coleta de compostos como, por exemplo, a franja de pêlos nos basitarsos das pernas anteriores e a tíbia posterior que é bastante entumescida e apresenta uma fenda bastante conspícua (Michener et al. 1978; ver Dressler 1982); no interior da tíbia posterior é possível encontrar o órgão tibial, relacionado ao metabolismo e armazenamento destes compostos (Cruz-Landim et al. 1965). O desenvolvimento de uma técnica de coleta baseada na atração dos machos a compostos análogos ao que eles coletam em diferentes fontes (Dodson et al. 1969), fez com que o conhecimento da biologia, diversidade e distribuição das espécies do grupo aumentasse significativamente (ver Roubik & Hanson 2004).

A subtribo conta com aproximadamente 200 espécies descritas e é dividida em cinco gêneros, *Aglae* Lepeletier & Serville, *Eufriesea* Cockrell, *Euglossa* Latreille, *Eulaema* Lepeletier e *Exaerete* Hoffmannsegg (Roubik & Hanson, 2004; Moure et al., 2007) e, até onde se sabe, todos os gêneros são monofiléticos (Kimsey, 1987; Michel-Salz et al., 2004). Dois destes gêneros, *Aglae* e *Exaerete* são cleptoparasitas obrigatórios: *Aglae caerulea* (única espécie do gênero *Aglae*) parasita ninhos de *Eulaema nigrita* (Myers 1935) e as espécies de *Exaerete* estão relacionadas aos ninhos de

*Eulaema* e *Eufriesea* (Garófalo & Rozen 2001; ver Cameron 2004). Com relação à existência de comportamento social nas espécies da subtribo, nenhuma espécie desenvolveu, até onde se sabe, o comportamento eussocial característico das outras abelhas corbiculadas (ver Roubik & Hanson 2004) e parece não existir evidência de que este comportamento tenha sido perdido nos euglossíneos (Engel 2001). Estudos de ninhos de espécies do gênero *Euglossa*, entretanto, têm demonstrado a existência de diferentes níveis de socialidade, variando de comportamentos solitários e comunais até casos onde se encontram divisões primitivas das funções entre indivíduos (ver Augusto & Garófalo 2004; Pech et al. 2008).

O conhecimento da evolução de características relacionadas, por exemplo, a diferentes estratégias de construção de ninhos e mesmo aos diferentes níveis de socialidade nos euglossíneos depende da disponibilidade de hipóteses robustas de relacionamentos entre as espécies do gênero (ver Michel-Salzat et al. 2004). A existência de filogenias também é importante para se entender a evolução do cleptoparasitismo entre estas abelhas. Se a regra de Emery (Emery 1909; revista em Wilson 1971; ver Lowe et al. 2002), que sugere que parasitas seriam mais proximamente relacionados aos seus hospedeiros que a outras linhagens, puder ser aplicada aos euglossíneos, é de se esperar que *Aglae* e *Exaerete* sejam proximamente relacionadas aos seus gêneros hospedeiros, *Eulaema* e *Eufriesea* (ver Michel-Salzat et al. 2004).

Entretanto, dados referentes às relações filogenéticas entre os gêneros da subtribo são conflitantes e têm sido alvo de debate na literatura. Três trabalhos (Kimsey 1982; Oliveira 2006 e Michel-Salzat et al. 2004) apresentam *Aglae* como gênero basal da subtribo e *Eulaema* e *Eufriesea* como grupos irmãos. Entretanto, o posicionamento de *Euglossa* e de *Exaerete* é controverso nestes trabalhos: Oliveira (2006) e Michel-Salzat et al. (2004) colocam *Euglossa* como grupo irmão de (*Eulaema* + *Eufriesea*) e *Exaerete* como grupo irmão do clado (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*)). Para Kimsey (1982) a melhor hipótese é a que (*Exaerete* + *Euglossa*) forma o grupo irmão de (*Eulaema* + *Eufriesea*). Kimsey (1987) propõe uma relação bem diferente das anteriormente citadas: neste trabalho, (*Euglossa* + *Exaerete*) aparece como grupo irmão do clado (*Eufriesea* (*Eulaema* + *Aglae*)). Engel (1999) e Anjos-Silva et al. (2007) sugerem, ainda, uma terceira hipótese, onde (*Aglae* + *Eulaema*) constituem o grupo irmão de (*Eufriesea* (*Exaerete* + *Euglossa*)). Recentemente, Darveau et al. (2005) analisaram estas relações filogenéticas e encontraram que *Euglossa* formaria o grupo irmão do clado (*Exaerete* (*Eulaema* + *Eufriesea*)). Vale ressaltar que *Aglae* não foi incluído na análise. O maior conflito entre as topologias está relacionado ao posicionamento de *Aglae*, que aparece como grupo irmão de todos os outros gêneros em algumas análises (Kimsey 1982; Michel-

Salzat et al. 2004; Oliveira 2006) ou como grupo irmão de *Eulaema* (Kimsey 1987; Engel 1999; Anjos-Silva et al. 2007).

Em dois destes trabalhos (Michel-Salzat et al. 2004 e Darveau et al. 2005) os autores se utilizaram de dados moleculares para hipotetizarem estas relações filogenéticas. No primeiro deles (Michel-Salzat et al. 2004) foram estudadas seqüências de DNA de quatro genes (dois nucleares e dois mitocondriais), e as análises não envolveram a utilização de inferência Bayesiana (ver Huelsenbeck et al. 2001). De acordo com estes autores (Michel-Salzat et al. 2004), os suportes das relações encontradas por eles poderiam se mostrar ainda maiores com o emprego de técnicas bayesianas de análises dos dados e de modelos de evolução específicos para cada um dos genes estudados. Com relação ao estudo de Darveau et al. (2005), a utilização de seqüências de um único gene mitocondrial – diferente dos analisados por Michel-Salzat et al. (2004) – permitiu encontrar uma topologia significativamente diferente da hipótese de relacionamento de Michel-Salzat et al. (2004). Em que pese a ausência de *Aglae* nas análises, os resultados de Darveau et al. (2005) corroboram o relacionamento de *Exaerete* como grupo irmão de *Eufriesea* + *Eulaema*. Em sendo assim, com relação aos dados moleculares, duas hipóteses, uma corroborando e outra refutando o relacionamento mais próximo de *Exaerete* e seus hospedeiros, encontram-se disponíveis.

No que se relaciona às hipóteses de filogenia baseadas em dados morfológicos, os resultados também são bastante conflitantes. E um problema ainda mais sério é que em todos estes estudos (Kimsey 1982; Kimsey 1987; Engel 1999; Anjos-Silva et al. 2007) houve uma sobreposição significativa dos caracteres utilizados (ver Michel-Salzat et al. 2004). A matriz de caracteres morfológicos de Michel-Salzat et al. (2004) e Oliveira (2006) também é basicamente a mesma, muito embora nestes estudos utilizaram-se de alguns novos caracteres não empregados nos trabalhos anteriormente citados. Deve ser levado em conta, ainda, o fato que a simplificação na morfologia dos gêneros cleptoparasitas (p. ex. a ausência do aparato coletor de pólen; ver Michener 1970; Rozen 1991; Michener 2000), além da questão da variação na taxa evolutiva de caracteres morfológicos relacionada a pressões seletivas ligadas à evolução de estratégias cleptoparasitas (ver Straka & Bogusch 2007), poderiam levar a conclusões errôneas no relacionamento entre os gêneros de Euglossina, uma vez que o grupo apresenta dois gêneros que adotaram esta estratégia. E este ruído poderia ser amplificado em situações de estudos de matrizes de caracteres muito reduzidas. Vale dizer que no trabalho de Michel-Salzat et al. (2004), dois caracteres cujos estados podem estar relacionados ao hábito (parasita ou não) dos gêneros suportam a monofilia do clado (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*)): o desenvolvimento da corbícula (estrutura relacionada ao transporte de

pólen) e a relação entre a largura e o comprimento da tíbia posterior.

Desta forma, faz-se necessário o re-estudo das relações filogenéticas entre os gêneros de Euglossina, com base tanto em dados morfológicos, incluindo a adição de novos caracteres, quanto com a utilização de dados moleculares, de forma a tentar auxiliar na escolha entre hipóteses de relacionamento conflitantes.

## **2. OBJETIVOS**

O objetivo deste capítulo é re-estudar as relações filogenéticas entre os gêneros da subtribo Euglossina com base tanto em caracteres morfológicos quanto em caracteres moleculares.

Seus objetivos específicos são:

- a) hipotetizar as relações entre estes gêneros a partir do re-estudo dos caracteres morfológicos já disponíveis em literatura e com a proposição de novos caracteres;
- b) verificar a influência da adição e/ou exclusão das características relacionadas ao hábito de vida dos gêneros nas hipóteses de relacionamento já disponíveis;
- c) reanalisar os dados moleculares provenientes dos cinco genes anteriormente estudados por Michel-Salzat et al. 2004 e Darveau et al. 2005, incluindo a análise de todas as combinações possíveis entre estes cinco genes;
- d) verificar a relação existente entre a probabilidade posterior associada a um clado em análises de inferência bayesiana (dados moleculares) e o número de caracteres envolvidos nestas análises.

## **3. MATERIAL E MÉTODOS**

### **3.1. ANÁLISES MOLECULARES**

#### **3.1.1. Táxons analisados**

Compilou-se uma matriz de dados moleculares referentes a 59 terminais, sendo 47 representativos da subtribo Euglossina e 12 referentes ao grupo externo das análises. O grupo

externo foi composto por espécies representativas das três outras subtribos de abelhas corbiculadas (Apina, Bombina e Meliponina; ver Roig-Alsina & Michener 1993) e por espécies do gênero *Centris* Fabricius (Apinae, Centridini), dada a proximidade existente entre Centridini e as abelhas corbiculadas (ver Roig-Alsina & Michener 1993). Tendo em vista a existência de diversas hipóteses relativas à filogenia dos corbiculados (ver introdução), optou-se pela inclusão de um grupo externo não pertencente à este grupo (as espécies de *Centris*).

Com relação ao grupo interno, foi possível incluir na análise representantes dos cinco gêneros da subtribo Euglossina (*Aglae*, 1 sp.; *Eufriesea*, 8 spp.; *Euglossa*, 26 spp.; *Eulaema*, 8 spp. e *Exaerete*, 3 spp.). A representatividade de cada um destes gêneros também foi levada em consideração, sendo possível incluir espécies representativas dos dois subgêneros de *Eulaema* (*Eulaema s. str.* e *Apeulaema*; ver Moure 1950; Oliveira 2006), terminais pertencentes a cinco dos seis subgêneros reconhecidos para *Euglossa*; ver Moure et al. 2007) e oito espécies representativas de seis grupos de espécies de *Eufriesea* dos doze propostos por Kimsey (1982). Ainda com relação ao gênero *Euglossa*, foram incluídos nas análises terminais de quatro grupo de espécies propostos por Dressler (1978) para *Euglossa s. str.*, o subgênero mais rico em espécies no gênero *Euglossa*. O gênero *Exaerete* foi representado por três espécies, sendo que uma delas, *Exaerete* sp., não aparece devidamente identificada no trabalho onde a sequência foi originalmente utilizada (Michel-Salz et al. 2004). Desta forma, não é possível garantir a presença de terminais pertencentes ao grupo **dentata**, uma vez que *Exaerete smaragdina* (Guérin, 1844) e *Exaerete frontalis* (Guérin, 1844) estão relacionadas ao grupo **frontalis** (ver Ramírez et al. 2002; Anjos-Silva et al. 2007). O gênero monotípico *Aglae* foi representado por *Aglae caerulea* Lepeletier & Serville, 1825.

### 3.1.2. Obtenção de seqüências

Este trabalho envolveu a análise de seqüências de DNA de cinco genes, três mitocondriais (dois codificadores de proteínas, citocromo oxidase sub-unidade I [COI] e citocromo B [CytB], além do gene ribossomal 16S rDNA [16S]), e dois nucleares codificadores de proteínas (opsina, *long-wavelength rhodopsin* [LwRh] e a cópia F2 do fator de alongação 1 alfa, *elongation factor-1 $\alpha$* , *EF-1 $\alpha$*  [Ef1a]). Os genes COI e 16S têm sido utilizados de forma sistemática no estudo de filogenia de abelhas, em diferentes níveis taxonômicos (p. ex. 16S: Cameron 1993; Cameron & Mardulyn 2001; Michel-Salz et al. 2004; COI: Danforth 1999; Leys et al. 2000; Koulianos & Schmid-Hempel 2000; Schwarz et al. 2003; Schaefer & Renner 2008), o mesmo ocorrendo com relação ao

gene mitocondrial CytB (Koulianos & Schimid-Hempel 2000; Darveau et al. 2005; Schaefer & Renner 2008). O gene Ef1a é o gene nuclear codificador de proteínas mais amplamente utilizado em filogenias de insetos (Almeida & Danforth 2009), e, da mesma forma que a opsina, vem sendo utilizado em vários estudos relacionados às abelhas (p. ex. Ef1a: Danforth et al. 2003; Michel-Salz et al. 2004; Praz et al. 2008; Kawakita et al. 2008; Almeida & Danforth 2009; opsina: Ascher et al. 2001; Kawakita et al. 2003; Michel-Salz et al. 2004; Kawakita et al. 2008; Praz et al. 2008; Almeida & Danforth 2009). A utilidade destes dois genes nucleares na proposição de relações filogenéticas foi discutido por Danforth et al. (2004) (ver também Ascher et al. 2001 para discussão sobre a opsina). E no caso específico da opsina, este gene já se mostrou eficiente em encontrar relações entre grupos de insetos em diferentes níveis taxonômicos (Michel-Salz et al. 2004). Com base nos resultados encontrados em muitos dos trabalhos anteriormente citados e que se utilizaram destes cinco genes, somado ao fato que a diferença na taxa de evolução entre genes mitocondriais e nucleares poderia permitir a recuperação de relações filogenéticas em diferentes níveis (ver Lin & Danforth 2004), consideramos que a análise dos genes considerados aqui seja suficiente para a proposição de uma hipótese robusta das relações entre os gêneros de Euglossina.

Todas as seqüências analisadas foram obtidas no GenBank ([www.ncbi.nlm.nih.gov/Genbank](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Genbank)) e o número de depósito de cada uma delas pode ser encontrado na tabela 1. Não foi possível encontrar seqüências de todos os cinco genes para todas as espécies analisadas (16S: 27 terminais, 21 no grupo interno e seis no grupo externo; COI: 21 terminais, 16 no grupo interno e cinco no grupo externo; CytB: 40 terminais, 36 no grupo interno e quatro no grupo externo; Ef1a: 18 terminais, 14 no grupo interno e quatro no grupo externo; LwRh: 24 espécies, 19 no grupo interno e cinco no grupo externo). No caso das análises dos genes individualmente, entretanto, as análises contaram com a presença de todos os gêneros de Euglossina (exceção a CytB onde a seqüência relacionada *Aglae caerulea* não se encontrava disponível), pelo menos terminais de duas outras subtribos de corbiculados e pelo menos uma espécie de *Centris*.

Nos casos onde duas ou mais seqüências de um mesmo gene estivessem disponíveis para a mesma espécie, deu-se preferência à escolha daquelas utilizadas por Michel-Salz et al. (2004) e Darveau et al. (2005). Como estes dois trabalhos sugerem duas hipóteses conflitantes do relacionamento dos Euglossina, optou-se pela escolha das mesmas seqüências analisadas por estes autores. Sem contar que nestes trabalhos a metodologia de obtenção das seqüências está disponível (ver Michel-Salz et al. 2004 e Darveau et al. 2005), enquanto que algumas das seqüências disponíveis se relacionavam a um trabalho ainda não publicado.

### 3.1.3. Alinhamento

Os alinhamentos das seqüências de cada um dos genes, individualmente, foram gerados pelo programa MUSCLE (Edgar 2004a,b), no servidor oficial do programa na internet (<http://www.ebi.ac.uk/Tools/muscle/index.html>). A escolha por este programa se deve ao fato de que o MUSCLE alia acurácia (comparável ou mesmo superior a de outros programas comumente utilizados) à rapidez (é comumente mais rápido que os demais programas) na construção das seqüências alinhadas (ver Edgar 2004a,b).

Os alinhamentos obtidos foram submetidos ao programa Gblocks (Castresana 2000) em seu servidor na internet ([http://molevol.cmima.csic.es/castresana/Gblocks\\_server.html](http://molevol.cmima.csic.es/castresana/Gblocks_server.html)), com o objetivo de excluir as regiões onde o alinhamento se mostrava ambíguo. Como o Gblock edita os dados de uma forma bastante estridente (Castresana 2000), optou-se pela adoção de algumas opções que tornariam esta edição menos severa (*“allow smaller final blocks”*, *“allow gap positions within the final blocks”* e *“allow less strict flanking positions”*). Apesar da perda de informação, a remoção de regiões problemáticas da seqüência alinhada pode aumentar o sinal filogenético dos dados em questão (ver Talavera & Castresana 2007). Adotou-se a edição dos alinhamentos através do programa Gblock para que se evitasse, também, que esta etapa do alinhamento fosse realizada manualmente e, assim, sujeita a interpretações mais subjetivas.

Utilizaram-se os programas BioEdit (Hall 1997-2007) e Microsoft WordPad para a construção dos blocos de seqüências para as análises.

### 3.1.4. Análises

Além da análise individual de cada um dos cinco genes (16S, COI, CytB, Ef1a e LwRh), realizaram-se análises de todas as combinações possíveis entre estes cinco genes (dois genes: 16S+COI, 16S+CytB, 16S+Ef1a, 16S+LwRh, COI+CytB, COI+Ef1a, COI+LwRh, CytB+Ef1a, CytB+LwRh e Ef1a+LwRh; três genes: 16S+COI+CytB, 16S+COI+Ef1a, 16S+COI+LwRh, 16S+CytB+Ef1a, 16S+CytB+LwRh, 16S+Ef1a+LwRh, COI+CytB+Ef1a, COI+CytB+LwRh, COI+Ef1a+LwRh e CytB+Ef1a+LwRh; quatro genes: 16S+COI+CytB+Ef1a, 16S+COI+CytB+LwRh, 16S+COI+Ef1a+LwRh, 16S+CytB+Ef1a+LwRh e

COI+CytB+Efla+LwRh; cinco genes: 16S+COI+CytB+Efla+LwRh), em um total de 31 análises. Cada uma destas combinações foi analisada através de três métodos de reconstrução filogenética: parcimônia (ver Farris 1983), máxima verossimilhança (ver Swofford et al. 1996) e inferência bayesiana (ver Huelsenbeck et al. 2001). Em sendo assim, foram realizadas 93 análises envolvendo diferentes conjuntos de genes e métodos de reconstrução filogenética. Com o objetivo de reduzir possíveis influências do grupo externo nos relacionamentos entre os gêneros de Euglossina, análises de inferência bayesiana e máxima verossimilhança foram realizadas envolvendo apenas os terminais da subtribo e com os dados de seqüências dos cinco genes. As topologias resultantes destas análises não foram enraizadas. Realizou-se, também, uma análise de evidência total reunindo-se os dados das matrizes morfológicas e moleculares. Os terminais que não foram incluídos em alguma destas matrizes, receberam dados faltantes a análise morfológica e/ou alguma(s) das partições. Esta análise foi realizada apenas através de inferência bayesiana, incorporando modelos de evolução específicos para a partição morfológica (ver Lewis 2001) e para cada um dos genes incluídos na análise.

As análises de inferência Bayesiana foram realizadas no programa MrBayes 3.1 (Huelsenbeck & Ronquist 2001; Ronquist & Huelsenbeck 2003). Análises de MCMCMC (*Metropolis-coupled Markov chain Monte Carlo*) implementadas no programa foram utilizadas para estimar a probabilidade posterior de cada um dos clados encontrados na melhor topologia. Dois grupos de duas cadeias cada foram analisados por  $2 \times 10^6$  gerações e as topologias iniciais de cada uma das cadeias era totalmente randômica. A convergência entre os resultados das duas corridas foi avaliada pela análise dos valores de *potential scale reduction factor* (Gelman & Rubin 1992) implementados no próprio programa MrBayes e pela análise de gráficos construídos no programa AWTY (Wilgenbusch et al. 2004). As topologias foram salvas a cada 250 gerações, e as 1000 primeiras árvores de cada corrida foram descartadas (comando *burnin*). A eficácia do descarte destas árvores foi avaliada através da análise visual do gráfico dos valores de verossimilhança (*log likelihood*) fornecido pelo programa através do comando *sump*. Nas análises envolvendo mais de um gene, foram utilizados modelos de evolução específicos para cada partição (ver seleção de modelos, abaixo).

Utilizou-se o programa Garli v0.951 (Zwickl 2006) para as análises de máxima verossimilhança. Nas análises de cada um dos genes, individualmente, utilizaram-se modelos de evolução específicos. Quando se tratava de conjunto de genes, a matriz de dados foi analisada sob o modelo GTR+I+ $\Gamma$  de forma a considerar a variabilidade existente no conjunto de dados (ver Almeida & Danforth 2009). Tal medida se fez necessária porque o programa Garli (nesta versão)



não permite a implementação de modelos específicos para diferentes partições de dados de uma mesma matriz. O término das análises se dava após  $2 \times 10^5$  gerações sem um ganho significativo no valor de verossimilhança associado à topologia em questão. Todos os demais parâmetros não foram alterados, permanecendo as configurações pré-definidas do programa (arquivo .conf do Garli). Também no Garli foram realizadas análises de *bootstrap* não-paramétrico (1000 pseudoreplicações), buscando encontrar as proporções associadas ao aparecimento de um clado nestas só pseudoreplicações. Devido a restrições computacionais, o *bootstrap* só foi calculado para a topologia associada à análise dos cinco genes.

As árvores obtidas nas análises de inferência bayesiana e máxima verossimilhança foram visualizadas e editadas no programa TreeView (Page 2001).

As análises de parcimônia, com pesagem igual dos caracteres, foram realizadas no programa Nona 2.0 (Goloboff 1999), com a utilização da interface Winclada 1.0 (Nixon 1999-2002) para visualização das matrizes e das árvores. Realizaram-se buscas heurísticas pelas melhores árvores, compreendendo 5000 replicações (mult\*5000), estocagem de 5000 árvores na memória (hold\*5000) e 10 árvores por replicação (hold/10).

O melhor modelo de evolução para cada um dos cinco genes foi escolhido através do programa jModelTest (Posadas 2008), com a utilização do critério AIC (*Akaike information criterion*). A existência de sinal filogenético nos dados foi checada através de testes de permutação (PTP; ver Archie 1989; Faith & Cranston 1991) para cada um dos cinco genes, implementada no programa PAUP\*4.0b10 (Swofford 2002). Foram realizadas 10000 replicações e o *constraint* selecionado foi o grupo interno da análise (os terminais da subtribo Euglossina). As medidas da saturação de cada um dos cinco genes foram analisadas através de gráficos construídos com o auxílio do programa DAMBE (Xia & Xie 2001). O programa MrBayes também foi utilizado para o estudo de características das seqüências, como frequência de bases, taxas de substituição e o cálculo do parâmetro alfa associado à distribuição gama. Testes de incongruência entre a informação contida entre cada uma das partições (teste ILD; Farris et al. 1994) foram realizadas no Nona 2.0, com 500 replicações.

Objetivando avaliar a relação entre o número de caracteres analisados e alguns agrupamentos de interesse, realizaram-se correlações não-paramétricas de Spearman no software Statistica 6.0 (StatSoft 1995). Nestas análises, avaliaram-se a relação entre o número de caracteres da análise e os valores de probabilidade posterior de se encontrar os seguintes clados: (*Eufriesea* +

*Eulaema*); (*Exaerete* (*Eufriesea* + *Eulaema*)) e (*Euglossa* (*Eufriesea* + *Eulaema*)).

### 3.1.5. Testes de hipóteses

Visando comparar hipóteses alternativas à encontrada na análise do conjunto total de genes, realizaram-se análises com agrupamentos pré-definidos no programa MrBayes, da mesma forma realizada com os dados morfológicos. Estas comparações, entretanto, só foram realizadas na análise do conjunto total de dados moleculares (cinco genes). Compararam-se a topologia original encontrada sem restrições nos agrupamentos com as seguintes topologias alternativas: agrupamento 1 (*Exaerete* + *Eulaema* + *Eufriesea*), que seria condizente com a regra de Emery; agrupamento 2 (*Aglae*, *Exaerete* e *Eulaema*), buscando testar a monofilia do estado de caráter “palpo labial com dois escleritos” (ver teste de hipóteses da metodologia das análises baseadas em caracteres morfológicas); além disso, no teste de hipóteses dos dados moleculares, também comparamos a topologia original com a alternativa de que *Aglae* e *Exaerete* consituíriam um agrupamento natural (monofilia dos parasitas; agrupamento 3).

## 3.2. ANÁLISES MORFOLÓGICAS

### 3.2.1. Levantamento de novos caracteres e táxons analisados

Estudaram-se caracteres morfológicos de espécies de Euglossina visando a reavaliação das relações filogenéticas entre os gêneros com base em caracteres morfológicos. Para tal, selecionamos táxons representativos de todo os gêneros da subtribo, bem como da maior parte dos subgêneros e/ou de grupos de espécies anteriormente propostos para as espécies dos gêneros do grupo (ver Dressler 1978; Kimsey 1979; Kimsey 1982; Oliveira 2006; Anjos-Silva et al. 2007; Moure et al. 2007).

Em sendo assim, a análise envolveu 17 táxons, sendo dois do grupo externo, *Centris* (*Centris*) *flavifrons* (Fabricius, 1775) (Apidae, Centridini) e um corbiculado (Apidae, Bombina) *Bombus* (*Fervidobombus*) *morio* (Swederus, 1787), e 15 do grupo interno (Euglossina): *Aglae caerulea* Lepeletier & Serville, 1825; *Exaerete dentata* (Linnaeus, 1758); *Exaerete smaragdina* (Guérin, 1844); *Euglossa* (*Euglossa*) *analys* Westwood, 1840; *Euglossa* (*Glossuropoda*) *intersecta* Latreille, 1838; *Euglossa* (*Glossura*) *iopoecila* Dressler, 1982; *Euglossa* (*Glossurella*) *sapphirina*

Moure, 1968; *Eulaema (Eulaema) bombiformis* (Packard, 1869); *Eulaema (Apeulaema) nigrita* Lepelletier, 1841; *Eufriesea mussitans* (Fabricius, 1787); *Eufriesea ornata* (Mócsary, 1896); *Eufriesea pulchra* (Smith, 1854); *Eufriesea purpurata* (Mócsary, 1896); *Eufriesea surinamensis* (Linnaeus, 1758); *Eufriesea violacea* (Blanchard, 1840). Todos os exemplares examinados estão depositados na coleção entomológica Pe. Jesus Santiago Moure (DZUP), do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná. Os exemplares foram examinados sob microscópio estereoscópico Zeiss modelo Stemi SV 6. As fotografias foram obtidas em uma câmera Leica DFC 500 acoplada a um microscópio estereoscópico MZ 16 e processadas pelo software Auto-Montage (Syncroscopy).

Adicionalmente, os machos destas espécies foram submetidos a clareamento para melhor visualização de alguns caracteres e procura de outros. O protocolo (modificado de Melo 1999) pode ser resumido da seguinte forma: exemplares fervidos em solução de KOH 10% por duas horas; clareamento com água oxigenada (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) 10 volumes; fervura em álcool etílico 70% para remoção das bolhas produzidas pela água oxigenada; adição de quantidades cada vez maiores de glicerina com retirada gradual do álcool; conservação dos exemplares em glicerina pura. A genitália, tergos e esternos associados foram acondicionados, também em glicerina pura, em placas separadas.

A terminologia segue Michener (2000) e Roubik (2004). Com relação a características da genitália, a terminologia segue Ospina-Torres (1998) e Oliveira (2006). Os tergos e esternos metassomais são indicados, respectivamente, como T1-T7 e E1-E8.

A construção dos caracteres foi realizada respeitando três critérios: correspondência topográfica, independência dos caracteres e hierarquia de caracteres e estados (Hawkins et al. 1997). Em alguns casos, utilizou-se a construção contingente de caracteres (ver Forey & Kitching 2000) ao invés da codificação multiestado. A construção contingente beneficia a formação de grupos mais inclusivos e informativos, além de respeitar a hierarquia entre caracteres e estados. Quando foram utilizados caracteres já publicados em outros estudos, adotou-se a seguinte abreviatura: Kimsey (1982): K1982; Kimsey (1987): K1987; Engel (1999): E1999; Michel-Salz et al. 2004: MS2004; Anjos-Silva et al. (2007): AS2007. Na sequência da abreviatura, o número do caráter nesses estudos.

### **3.2.2. Reanálise de matrizes anteriormente publicadas**

Com o objetivo de verificar a estabilidade das hipóteses dos relacionamentos entre os

gêneros de Euglossina, baseadas em dados morfológicos, anteriormente publicadas por Engel (1999), Michel-Salzat et al. (2004) e Anjos-Silva et al. (2007), estudamos a influência de caracteres morfológicos ligados ao hábito parasita de *Exaerete* e *Aglae* nestas topologias. A matriz de caracteres de Anjos-Silva et al. (2007) é bastante sobreposta à de Engel (1999), na qual foi baseada. E a lista de caracteres de Michel-Salzat et al. (2004) é a mesma apresentada por Oliveira (2006).

Três caracteres presentes na matriz de dados de Michel-Salzat et al. (2004) e que poderiam estar ligados ao hábito parasita de *Exaerete* e *Aglae* (ver Michener 2000) foram retirados desta matriz e adicionados às matrizes de Engel (1999) e Anjos-Silva et al. (2007): (i) pilosidade do tórax (caráter 8 de Michel-Salzat et al. 2004); (ii) forma da corbícula (caráter 27) e (iii) comprimento da tíbia posterior (caráter 28). Estes três caracteres também foram utilizados por Kimsey (1982), mas esta autora não apresentou uma matriz de dados, motivo pelo qual este trabalho não foi incluído nesta reanálise. Desta forma, foram analisadas as matrizes originais destes três trabalhos e as matrizes alteradas. A codificação de cada um destes caracteres adicionados às matrizes de Engel (1999) e Anjos-Silva (2007) seguiu a proposição original de Michel-Salzat et al. (2004). Com a exceção destes caracteres relacionados ao parasitismo, as matrizes analisadas foram mantidas da mesma forma que originalmente propostas. O número de táxons (incluindo grupos externos) e caracteres das matrizes originais é o seguinte: Engel (1999), 12 táxons e 15 caracteres; Anjos-Silva et al. (2007), 14 táxons e 23 caracteres; Michel-Salzat et al. (2004), 23 táxons e 37 caracteres.

### 3.2.3. Análises de dados

Foram utilizadas análises de parcimônia e inferência bayesiana para inferir a filogenia dos Euglossina a partir das matrizes de dados avaliadas.

As análises de parcimônia com pesagem igual dos caracteres foram realizadas no programa Nona 2.0 (Goloboff 1999) e as com pesagem implícita dos caracteres no programa PeeWee (Goloboff 1997). A análise dos cladogramas, bem como a visualização das matrizes, foram possíveis com o auxílio da interface Winclada 1.0 (Nixon 1999-2002). Foram realizadas buscas heurísticas pelas melhores topologias, em ambos os casos, através de 10000 replicações (mult\*10000), estocagem de 100000 árvores na memória (hold\*100000) e 100 árvores estocadas por replicação (hold/25). Em todas as análises os caracteres foram considerados como não-ordenados. O suporte de Bremer (Bremer 1994) foi calculado para as árvores de consenso no programa Nona 2.0. Devido a restrições computacionais, no cálculo desta medida de suporte, foram estocadas árvores de

até 10 passos a mais que a original. Testes posteriores, entretanto, demonstraram que este número de passos excedentes foi suficiente. As topologias relacionadas a estas análises de parcimônia são mostradas sempre com a otimização não-ambígua dos caracteres.

Utilizou-se o programa MrBayes 3.1 (Huelsenbeck & Ronquist 2001; Ronquist & Huelsenbeck 2003) para as análises de inferência bayesiana. Análises de *Metropolis-coupled Markov chain Monte Carlo* (MCMCMC) implementadas no programa foram utilizadas para inferir as topologias. Duas corridas com duas cadeias cada foram analisadas por  $5 \times 10^6$  gerações, sendo que a cada 250 gerações uma árvore era armazenada. As 1000 primeiras árvores foram descartadas através do comando *burnin*, e a convergência entre as corridas avaliada pelos valores de *potential scale reduction factor* (Gelman & Rubin 1992) implementados no próprio programa MrBayes, e pela análise visual dos gráficos dos valores de verossimilhança (*logL*) destas corridas no mesmo programa. As matrizes foram analisadas sob o modelo proposto por Lewis (2001), com a heterogeneidade das frequências dos estados de caráter sendo modelada por uma distribuição gama cujo parâmetro associado ( $\alpha$ ) é estimado pelos próprios dados. As topologias resultantes foram visualizadas e editadas no programa TreeView (Page 2001).

#### 3.2.4. Testes de hipóteses

De forma a comparar hipóteses alternativas de agrupamento àquela encontrada a partir da análise das matrizes de dados, realizaram-se análises com agrupamentos pré-definidos (*constraints*) no programa MrBayes. As médias harmônicas das verossimilhanças associadas a estas topologias alternativas e a topologia encontrada sem restrição nos agrupamentos foram comparadas (ver Kass & Raftery 1995; Nylander et al. 2004). As diferenças entre as médias harmônicas das duas topologias é dobrada e o resultado é comparado com a tabela proposta por Kass & Raftery (1995). Compararam-se a topologia original encontrada sem restrições nos agrupamentos com as seguintes topologias alternativas: agrupamento 1 (*Exaerete* + *Eulaema* + *Eufriesea*), que seria condizente com a regra de Emery; agrupamento 2 (*Aglae*, *Exaerete* e *Eulaema*), buscando testar a monofilia do estado de caráter “palpo labial com dois escleritos”. No gênero *Exaerete*, o grupo de espécies **frontalis** apresenta esta condição (ver lista de caracteres). No caso de análises onde a topologia encontrada não apresentava o relacionamento (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*)), foi testado esta topologia alternativa (agrupamento 4).

## 4. RESULTADOS

### 4.1. ANÁLISES MOLECULARES

#### 4.1.1. Características das seqüências analisadas

O número de seqüências analisadas totalizou 3229 nucleotídeos, sendo 1002 informativos. Deste total, 467 bases (225 informativas) são do gene 16S, 871 (229 informativos) do gene COI, 643 (259 informativos) do CytB, 643 (90 informativos) do Ef1a e 605 (199) do gene da rodopsina. Considerando a origem das seqüências analisadas, 1981 são de origem mitocondrial e 1248 nucleares. As seqüências dos genes mitocondriais (16S, COI e CytB) apresentaram proporções pronunciadamente maiores de A ou T (70-80%) do que de C ou G (20-30%). Já com relação aos genes nucleares, Ef1a e LwRh, este viés na proporção das bases não foi tão pronunciado (~60% A ou T; ~40% C ou G) (ver tabela 2).

A seleção de modelos mostrou ser apropriada a utilização de modelos bastante complexos para os genes mitocondriais. A escolha destes modelos sob o critério AIC sugeriu a utilização do modelo GTR+ $\Gamma$  tanto para as seqüências dos genes 16S e COI, e do modelo GTR+I+ $\Gamma$  para a partição CytB. Com relação às partições Ef1a e LwRh, o modelo selecionado, em ambos os casos, foi o HKY+ $\Gamma$  (tabela 2). Experimentalmente, os conjuntos de dados de todas as análises combinadas foram submetidos à seleção de modelos. E em todos os casos, o modelo selecionado foi o GTR+I+ $\Gamma$ . Uma vez que a utilização de modelos adequados para cada uma das partições é desejável para a realização de análises filogenéticas mais realistas (Nylander et al. 2004; Brandley et al. 2005), optou-se pela utilização de modelos específicos para cada conjunto de dados nas análises onde era possível esta implementação (as realizadas no programa MrBayes).

A análise dos gráficos de saturação, utilizando a taxa tv/ti, para cada um dos genes, indicou que nenhum deles apresentava saturação nestas taxas, uma vez que os dados se ajustaram a uma reta de regressão (figura 1). Com relação ao teste de permutação dos dados, os resultados mostraram haver sinal filogenético em todas as partições analisadas. A utilidade do teste PTP é bastante questionada, sendo que há quem defenda que a única utilidade deste teste é que os dados que falharem no PTP não sejam utilizados em análises filogenéticas (Slowinski & Crother 1998). Neste trabalho, entretanto, considera-se que a realização deste teste é adequada para uma primeira verificação da existência de sinal filogenético em um conjunto de dados.

O teste ILD, que compara a congruência na informação entre dois conjuntos de dados

diferentes (neste caso, provenientes de diferentes genes), sugeriu que a informação existente em todos os genes, comparados par a par, é incongruente. Combinar ou não dados incongruentes é uma discussão que já existe há algum tempo (p. ex. Bull et al. 1993; de Queiroz et al. 1995), e será retomada na seção “discussão”. Como um dos objetivos deste capítulo é analisar todas as combinações possíveis de dados, a incongruência sugerida pelo teste ILD não vai ser levada em conta.

#### 4.1.2. Relações filogenéticas entre os táxons analisados

De uma forma geral, as topologias encontradas nas análises de inferência bayesiana e máxima verossimilhança foram similares, sendo que o mesmo não ocorreu quando se comparam estas topologias com as das análises de parcimônia. Além do que, neste tipo de análise, a resolução das topologias foi, em geral, mais baixa.

O resumo dos resultados das 31 análises de inferência bayesiana, compreendendo todas as combinações possíveis entre os cinco genes estudados, pode ser encontrados na tabela 3, e a topologia obtida na análise dos cinco genes na figura 2. A monofilia da subtribo Euglossina foi corroborada na maioria destas análises (24 vezes), da mesma forma que a monofilia de cada um dos gêneros da subtribo: *Eufriesea* (28 vezes), *Euglossa* (31 vezes), *Eulaema* (31 vezes) e *Exaerete* (29 vezes). O relacionamento (*Eulaema* + *Eufriesea*) foi encontrado 20 vezes, e a monofilia dos gêneros não parasitas (*Euglossa*, *Eulaema*, *Eufriesea*) foi sustentada 12 vezes, contra sete do relacionamento (*Exaerete*, *Eulaema*, *Eufriesea*). Importante ressaltar que o relacionamento (*Euglossa*, *Eulaema*, *Eufriesea*) apareceu em três das análises envolvendo combinações de quatro genes, e também na análise de evidência total (os cinco genes conjuntamente). O agrupamento (*Aglae* + *Eulaema*), sugerido em algumas análises morfológicas das relações entre os gêneros de Euglossina (p. ex. Anjos-Silva et al. 2007), não foi encontrado em nenhuma análise de inferência bayesiana. Topologias que apontam *Aglae* como grupo irmão dos demais Euglossina foram encontradas em 15 oportunidades, incluindo as quatro construídas com base na análise de quatro genes e na análise dos cinco genes em conjunto. Em quatro das sete vezes onde a subtribo Euglossina não constituiu um grupo monofilético, o agrupamento (*Exaerete*, *Euglossa*, *Eulaema*, *Eufriesea*) foi encontrado.

A topologia encontrada a partir da análise de máxima verossimilhança dos cinco genes estudados neste capítulo pode ser encontrada na figura 3, e o resumo dos agrupamentos encontrados nestas análises na tabela 4. À semelhança do ocorrido nas análises de inferência bayesiana, a

monofilia da subtribo Euglossina foi sustentada na maioria das análises (21 vezes), da mesma forma que a de cada um dos gêneros: *Eufriesea* (25 vezes), *Euglossa* (31 vezes), *Eulaema* (29 vezes) e *Exaerete* (29 vezes). O agrupamento (*Eulaema* + *Eufriesea*) foi, mais uma vez, o relacionamento entre pares de gêneros mais freqüente (14 vezes), enquanto o relacionamento (*Aglae* + *Eulaema*) apareceu em apenas uma análise de máxima verossimilhança. Da mesma forma, o agrupamento dos gêneros de vida livre (*Euglossa*, *Eulaema*, *Eufriesea*), que apareceu em 11 oportunidades, foi mais freqüente que o relacionamento (*Exaerete*, *Eulaema*, *Eufriesea*), que foi encontrado em apenas quatro árvores. Da mesma forma que nas análises de inferência bayesiana, o relacionamento dos gêneros não parasitas foi encontrado na maior parte das análises envolvendo quatro genes (3 vezes) e na análise de evidência total. O posicionamento de *Aglae* como grupo irmão dos demais gêneros da subtribo apareceu em 12 topologias, sendo três oriundas das análises de quatro genes e uma da análise dos cinco genes.

O cladograma resultante da análise de parcimônia das cinco partições estudadas pode ser observado na figura 4, e o resumo destas análises na tabela 5. A monofilia dos terminais da subtribo Euglossina foi encontrada em um número menor de topologias (nove vezes) que as das análises de inferência bayesiana e máxima verossimilhança, da mesma forma que a monofilia de cada gênero: *Eufriesea* (21 vezes), *Euglossa* (13 vezes), *Eulaema* (26 vezes) e *Exaerete* (24 vezes). Já o agrupamento (*Eulaema* + *Eufriesea*) foi reconhecido em 15 análises sendo, mais uma vez, o relacionamento entre pares de gêneros mais freqüente. Com relação ao agrupamento (*Aglae* + *Eulaema*), esta relação não foi encontrada em nenhuma análise de parcimônia. Contrariando os resultados das análises de inferência bayesiana e máxima verossimilhança, o agrupamento (*Exaerete*, *Eulaema*, *Eufriesea*) foi reconhecido oito vezes, contra cinco do (*Euglossa*, *Eulaema*, *Eufriesea*). O número de genes envolvidos não parece ter tido influência no reconhecimento destes grupos nas análises de parcimônia, uma vez que nenhum deles foi encontrado na análise dos cinco genes. Além disso, (*Exaerete*, *Eulaema*, *Eufriesea*) apareceu em duas das quatro análises envolvendo quatro genes e (*Euglossa*, *Eulaema*, *Eufriesea*) em uma. Topologias que apresentam *Aglae* como grupo irmão dos demais Euglossina só foram recuperadas em quatro análises de parcimônia, sendo que apenas uma envolvia quatro genes. Além disso, este agrupamento não foi encontrado na análise de evidência total (cinco genes).

Importante dizer que, em nenhuma análise, seja de inferência bayesiana, máxima verossimilhança ou parcimônia, encontrou-se o agrupamento dos terminais que apresentam o estado de caráter “palpo labial com dois escleritos” (*Eulaema*, *Aglae* e as espécies de *Exaerete* estudadas).



Os valores das medidas de suporte dos clados encontrados nas análises dos cinco genes são consideravelmente conflitantes. Apesar de as topologias encontradas terem sido basicamente as mesmas (principalmente no que diz respeito às relações entre os gêneros de Euglossina), os valores de *bootstrap* da análise de máxima verossimilhança e as probabilidades posteriores da análise de inferência bayesiana são bastante diferentes. O valor de *bootstrap* ligado à monofilia dos Euglossina (0,33), por exemplo, é muito menor que a probabilidade posterior associado à esta relação (0,99). O mesmo acontece com o suporte associado à relação de grupo irmão entre *Exaerete* e os gêneros *Euglossa*, *Eulaema* e *Eufriesea* (*bootstrap*: 0,24; probabilidade posterior: 1,00), e com relação à monofilia dos gêneros não parasitas (*Euglossa*, *Eulaema* e *Eufriesea*) (*bootstrap*: 0,17; probabilidade posterior: 0,99), onde a discrepância é mais extrema. Mesmo o relacionamento (*Eulaema* + *Eufriesea*) apresenta um valor de *bootstrap* que não atinge 50% (0,48), contra uma probabilidade posterior absoluta (1,00). Os valores do suporte de *bootstrap* relacionado à monofilia de cada um dos gêneros (*Euglossa*: 0,50; *Eufriesea*: 0,73; *Eulaema*: 0,82; e *Exaerete*: 0,98) também são menores que as probabilidades posteriores associadas a estes clados (todos os gêneros apresentam valores de 1,00).

As topologias não enraizadas encontradas nas análises de inferência bayesiana e máxima verossimilhança, compreendendo os cinco genes e apenas os terminais da subtribo Euglossina, apresentaram os mesmos agrupamentos das análises contando com grupos externos. A relação de grupos irmãos entre os gêneros *Eulaema* e *Eufriesea* também apareceu nestas análises, da mesma forma que a monofilia de cada um dos gêneros da subtribo também foi reconhecida (figuras 5 e 6). Além disso, as topologias não enraizadas são congruentes com a existência de uma linhagem compreendendo os gêneros de vida livre. Estas topologias não enraizadas também não fornecem nenhum indício que sugira a existência de relacionamento mais próximo entre parasitas e hospedeiros: não se configurou o relacionamento de *Exaerete* com os gêneros dos quais é parasita (*Eulaema* e *Eufriesea*), nem de *Aglæ* com *Eulaema*. Os valores das probabilidades posteriores e de *bootstrap* associados a cada um dos gêneros, bem como aos relacionamentos existentes entre eles também são bastante expressivos neste caso. Da mesma forma, na análise de evidência total, encontramos o mesmo relacionamento entre os gêneros de Euglossina: (*Aglæ* (*Exaerete* (*Euglossa* (*Eulaema*, *Eufriesea*)))) (figura 7).

Encontraram-se correlações positivas significativas entre os valores de probabilidade posterior associados aos clados (*Eulaema* + *Eufriesea*) [ $p= 0,453$ ;  $p= 0,010$ ] e (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*)) [ $p= 0,444$ ;  $p= 0,012$ ] e o número de caracteres (pares de bases) envolvidos nas

análises de inferência bayesiana. E no que diz respeito ao agrupamento (*Exaerete* (*Eulaema* + *Eufriesea*)), a correlação foi negativa e não-significativa ( $\rho = -0,198$ ;  $p = 0,284$ ).

O teste de hipóteses, com base no cálculo do Bayes factor, para a análise envolvendo os cinco genes, evidenciou a superioridade da topologia sem restrições (*Aglae* (*Exaerete* (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*)))) em comparação às com restrições (*constraints*) escolhidas *a priori*. O valor do *bayes factor* resultante da comparação entre a topologia original, sem restrições, com a topologia alternativa 1 (*Exaerete*, *Eulaema*, *Eufriesea*) mostrou haver uma evidência forte de que a topologia original é mais adequada (*bayes factor*: 9,48; média harmônica logL topologia original: -22811,82; média harmônica logL topologia alternativa 1: -22816,56). Já quando se compara a topologia original com outra topologia alternativa 2 (*Aglae*, *Exaerete*, *Eulaema*), a evidência que a topologia original é mais adequada é muito forte (*bayes factor*: 67,18; média harmônica logL topologia original: -22811,82; média harmônica logL topologia alternativa 2: -22845,41). E com relação à topologia onde *Aglae* e *Exaerete* consituiriam um grupo natural, a evidência também é muito forte em favor da topologia original (*bayes factor*: 23,98; média harmônica logL topologia original: -22811,82; média harmônica logL topologia alternativa 2: -22823,81). Os termos evidência “forte” e “muito forte” seguem o proposto por Kass & Raftery (1995). Neste trabalho estes autores sugerem a evidência de que uma topologia seja superior à outra, considerando uma hipótese nula onde as duas são igualmente prováveis. Em sendo assim, com base na análise dos cinco genes, existe uma evidência forte de que a topologia evidenciando a monofilia dos gêneros não parasitas (*Euglossa*, *Eulaema*, *Eufriesea*) seja superior àquela que seria mais adequada em face à regra de Emery (*Exaerete*, *Eulaema*, *Eufriesea*). Vale ressaltar, ainda, que o valor do *bayes factor* nesta comparação (9,48) está muito próximo ao que caracterizaria uma evidência muito forte (valores maiores que 10; ver Kass & Raftery 1995). Já com relação à topologia que estaria relacionada à monofilia dos terminais com o estado de caráter “palpo labial com dois escleritos” (*Aglae*, *Exaerete*, *Eulaema*), existe uma evidência muito forte de que estes gêneros não constituam um grupo natural.

## 4.2. ANÁLISES MORFOLÓGICAS

### 4.2.1. Influência da adição e remoção de caracteres relacionados ao parasitismo nas topologias de Engel (1999), Michel-Salz et al. (2004) e Anjos-Silva et al. (2007)

De uma forma geral, a adição e/ou exclusão dos três caracteres que poderiam estar

relacionados ao hábito parasita das espécies teve influência na resolução das árvores e nos agrupamentos observados em cada uma delas.

Com relação ao trabalho de Engel (1999), o resultado original apresentado por este autor, onde no consenso estrito das três árvores mais parcimoniosas (*Aglae* + *Eulaema*) era o grupo irmão de (*Eufriesea* (*Exaerete* + *Euglossa*)), desapareceu com a adição dos novos caracteres, na análise com pesagem igual dos mesmos. Se a matriz original fornecia três árvores igualmente parcimoniosas de comprimento de 22 passos (CI= 0,77; RI= 0,85), a adição de caracteres relacionados ao parasitismo levou ao resultado onde se encontraram seis árvores mais parcimoniosas, em um total de 30 passos (CI= 0,70; RI= 0,78). O consenso estrito das seis árvores encontradas revelou a existência de uma politomia generalizada com relação aos gêneros de Euglossina, onde apenas o relacionamento (*Aglae* + *Eulaema*) continuou existindo. Válido dizer, porém, que a estabilidade deste clado é muito comprometida, uma vez que o valor do suporte de Bremer associado é mínimo (apenas um passo a mais seria necessário para colapsar este ramo). O agrupamento (*Eufriesea* (*Euglossa* + *Exaerete*)), que era sustentado pela presença de um sulco pronunciado no mesossoma (estado 1 do caráter 4 de Engel 1999), deixou de existir nesta análise. Na análise realizada com pesagem implícita dos caracteres, tanto a matriz original quanto a matriz modificada levaram à mesma topologia. No caso da primeira matriz, foram encontradas três árvores de 23 passos (CI: 0,73; RI: 0,82 ajuste total: 137,5), o mesmo que aconteceu no caso da segunda matriz onde, entretanto, o comprimento das árvores foi de 30 passos (CI: 0,70; RI: 0,78; ajuste total: 158,5). Todas estas árvores podem ser encontradas na figura 8.

Os resultados relacionados às análises da matriz original de Anjos-Silva et al. (2007) e da matriz modificada são praticamente os mesmos que os encontrados acima. A análise com pesagem igual dos caracteres da matriz original levou a uma única árvore mais parcimoniosa, com 39 passos (CI: 0,66; RI: 0,78). Nesta topologia, aparece a relação de grupo irmão entre o clado (*Aglae* + *Eulaema*) e (*Eufriesea* (*Euglossa* + *Exaerete*)), da mesma forma que no trabalho de Engel (1999). A adição dos três caracteres à matriz original, entretanto, levou a um resultado um pouco mais extremo que o anterior: foram encontradas quatro árvores igualmente parcimoniosas (comprimento: 47 passos; CI: 0,63; RI: 0,74), e o consenso estrito destas árvores levou a uma politomia total nas relações entre os Euglossina. Tanto o relacionamento (*Aglae* + *Eulaema*) quanto o (*Eufriesea* (*Euglossa* + *Exaerete*)), propostos por estes autores, foram perdidos com a adição destes três caracteres. Nas análises envolvendo pesagem dos caracteres, as relações propostas a partir da matriz original é mantida na matriz modificada (matriz original: uma árvore;

comprimento: 39 passos; CI: 0,66; RI: 0,78; ajuste máximo: 200,5; matriz modificada: uma árvore; comprimento: 47 passos; CI: 0,63; RI: 0,74; ajuste máximo: 221,5). Todas as topologias relacionadas à reanálise da matriz de Anjos-Silva et al. (2007) estão na figura 9.

Já no que se relaciona à reanálise da matriz de Michel-Salzat et al. (2004), a análise do conjunto de dados original, com pesagem igual, levou a duas árvores igualmente parcimoniosas (comprimento: 56 passos; CI: 0,74; RI: 0,93). No consenso estrito destas duas árvores, encontra-se *Aglae* como grupo irmão dos demais gêneros e uma politomia envolvendo *Euglossa*, *Exaerete* e (*Eulaema* + *Eufriesea*). Da análise da matriz alterada, neste caso com três caracteres a menos que a original, encontrou-se uma única árvore mais parcimoniosa (comprimento: 49 passos; CI: 0,75; RI: 0,94) com o seguinte relacionamento entre os gêneros (*Aglae* (*Euglossa* (*Exaerete* (*Eulaema* + *Eufriesea*))))). Interessante notar que, neste caso, o relacionamento de *Exaerete* com os gêneros dos quais é parasita (*Eulaema* e *Eufriesea*) aparece. O suporte de Bremer associado a este clado, entretanto, é muito baixo: um único passo a mais seria suficiente para colapsar este ramo. Nas análises envolvendo a pesagem implícita dos caracteres, o resultado encontrado foi o mesmo das análises com pesagem igual dos caracteres (matriz original: duas árvores; comprimento: 56 passos; CI: 0,73; RI: 0,93; ajuste máximo: 327,0; matriz modificada: uma árvore; comprimento: 49 passos; CI: 0,75; RI: 0,94; ajuste máximo: 302,0). As árvores encontradas a partir da análise da matriz original (e modificada) de Michel-Salzar et al. (2004) podem ser encontradas nas figura 10.

As análises de inferência bayesiana das matrizes originais de Engel (1999), Anjos-Silva et al. (2007) e Michel-Salzat et al. (2004) levaram a topologias um pouco diferentes das encontradas nas análises de parcimônia (com pesagem igual dos caracteres) destes mesmos dados. A topologia originária da matriz de Engel (1999) foi a que apresentou uma mudança mais pronunciada em relação às análises de parcimônia. O gênero *Eufriesea*, que se encontrava como grupo irmão do clado (*Euglossa* + *Exaerete*), passou a ser mais proximamente relacionado ao clado (*Aglae* + *Eulaema*) na análise bayesiana. O valor de probabilidade posterior associada ao clado (*Eufriesea* (*Aglae* + *Eulaema*)), entretanto, é baixo (figura 11). No que diz respeito à matriz de Anjos-Silva et al. (2007), a análise bayesiana levou a uma topologia um pouco menos resolvida que a de parcimônia. Neste caso, o gênero *Eufriesea*, que era o grupo irmão de (*Euglossa* + *Exaerete*), passou a fazer parte da politomia (*Aglae* + *Eulaema*), *Eufriesea*, (*Euglossa* + *Exaerete*). Esta árvore pode ser observada na figura 12. E, por fim, a topologia relacionada à matriz de Michel-Salzat et al. (2004) apresentou-se com mais resolução. A politomia encontrada na análise de parcimônia, com pesagem igual dos caracteres, onde o relacionamento de *Exaerete*, *Euglossa* e (*Eulaema* +

*Eufriesea*) não estava totalmente resolvido, deixou de existir quando da análise por inferência bayesiana. A posição de *Exaerete* foi definida como de grupo irmão do clado (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*)). E *Aglae* continuou aparecendo como grupo irmão dos demais gêneros da subtribo (ver figura 13).

De uma forma geral, os valores de probabilidade posterior associados aos clados nestas três análises é baixo. Com exceção dos valores relacionados à monofilia dos Euglossina (sempre maiores que 0,95, as probabilidades posteriores associadas ao suporte de relações entre gêneros nunca foi maior que 0,70. Em sendo assim, os valores de probabilidade posterior refletem o mesmo que se encontrou com relação aos valores de suporte de Bremer nas análises de parcimônia.

#### **4.2.2. Reanálise das relações filogenéticas entre os gêneros de Euglossina**

##### **4.2.2.1. Lista de caracteres**

1- Integumento da cabeça (MS2004/1)

(0) com cores metálicas

(1) com cores opacas

2- Área pós-ocelar (MS2004/3)

(0) sem uma elevação pronunciada

(1) com uma elevação pronunciada (saliência pós-ocelar)

3- Distância dos ocelos laterais ao limite da cabeça (em vista dorsal)

(0) distintamente menor que duas vezes o diâmetro do ocelo

(1) maior que duas vezes o diâmetro do ocelo

4- Ocelos

(0) arranjados de forma semicircular

(1) arranjados na forma de um triângulo regular

5- Ocelo medial

(0) separado dos ocelos laterais por elevações (rampas)

(1) sem elevações separando-o dos ocelos laterais

6- Clípeo (machos) (MS2004/2)

(0) sem carena média

(1) com carena média

7- Carena média do clípeo

(0) incompleta

(1) completa

Este caráter só é aplicável para os terminais com carena média no clípeo (estado 1 no caráter anterior).

8- Clípeo em vista lateral (MS2004/6)

(0) sem rampas laterais pronunciadas

(1) com rampas laterais pronunciadas

9- Clípeo

(0) sem manchas brancas

(1) com manchas brancas

10- Clípeo

(0) com carenas laterais

(1) sem carenas laterais

11- Lâmina dorsal do braço anterior do tentório (caráter 13 de Roig-Alsina & Michener 1995)

(0) sem um esporão alcançando a margem do olho

(1) com esporão alcançando lateralmente a margem do olho e indicada, externamente, por uma cicatriz na área parocular no nível da antena

12- Gena

(0) distintamente mais larga na região mediana

(1) mais larga na região superior

13- Gena (K19872; MS2004/5)

(0) sem projeção pronunciada

(1) com uma forte projeção

14- Áreas parocular e malar

(0) sem máculas brancas

(1) com máculas brancas

15- Área malar

(0) bastante reduzida; limite do olho justaposto à base da mandíbula

(1) área malar distinguível entre o olho e a base da mandíbula

16- Labro

(0) com duas manchas ovais translúcidas

(1) sem manchas ovais translúcidas

17- Primeiro flagelômero antenal (MS2004/4)

(0) comprimento subigual ao do segundo flagelômero

(1) nitidamente mais longo que o segundo flagelômero

*Euglossa*, *Eulaema* e *Eufriesea* apresentam o primeiro flagelômero distintamente maior que o segundo (1).

18- Comprimento do primeiro flagelômero antenal

(0) menor que o segundo e terceiro flagelômeros em conjunto

(1) tão longo quanto o segundo e o terceiro flagelômeros em conjunto

Michel-Salz et al. (2004) trataram este caráter, juntamente com o anterior, em uma codificação multiestado. Entretanto, preferiu-se adotar uma codificação contingente. Assim, este caráter só é aplicável para os terminais que apresentam a condição (1) para o caráter anterior. Em *Euglossa*, o primeiro flagelômero é tão longo quanto o segundo e o terceiro juntos, enquanto em *Eulaema* e *Eufriesea* isso não acontece.

19- Palpos labiais (K1982/2; K1987/1; E1999/1; MS2004/7; AS2007/1)

(0) com quatro escleritos

(1) com dois escleritos

20- Pubescência do mesossoma (K1982/12; MS2004/8)

(0) muito densa

(1) densa

(2) esparsa

21- Superfície ventral do mesossoma (K1987/5; E1999/4; MS2004/16; AS2007/4)

(0) sem concavidade aparente

(1) com uma concavidade conspícua

*Euglossa*, *Eufriesea* e *Exaerete* apresentam uma concavidade no mesossoma, entre as coxas, que abriga a glossa quando em repouso (Kimsey 1987).

22- Porção anterior do mesoscuto

(0) sem uma área com coloração e pilosidade diferenciada

(1) com uma área com coloração e pilosidade diferenciada (scutal patches de Kimsey 1982)

23- Borda posterior do mesoscuto (MS2004/10)

(0) ligeiramente convexa

(1) reta

24- Linha média do mesoscuto (MS2004/11)

(0) sulcada

(1) elevada

25- Escutelo

(0) sem projeção sobre o propódeo

(1) fortemente projetado sobre o propódeo

26- Escutelo (fêmeas) (K1987/4; E1999/3; MS2004/13; AS2007/3)

(0) com um tufo de pêlos

(1) sem tufo de pêlos



As fêmeas de *Euglossa* e *Eulaema* apresentam um tufo de pêlos na porção mediano-posterior do escutelo (tufo navicular). Pode ocorrer em machos de *Euglossa mandibularis* Friese (Peruquetti 2002) e ser reduzidíssimo em fêmeas de algumas espécies (p. ex. *Euglossa atroveneta* Dressler) (ver Oliveira 2006).

27- Formato do escutelo em vista lateral (K1987/2; E1999/2; MS2004/12; AS2007/2)

(0) entumescido, convexo

(1) laminar

*Aglae*, *Eulaema* e algumas espécies de *Eufriesea* apresentam o escutelo laminar. Este caráter só é aplicável para os terminais com codificação (1) para o caráter 33.

28- Hipoepímero (E1999/11; MS2004/9; AS2007/11) [37]

(0) sem projeções

(1) com uma projeção dentiforme

29- Tíbia média (K1987/8; MS2004/19)

(0) apresentando uma projeção apicolateral

(1) sem apresentar uma projeção apicolateral

30- Tíbia média (MS2004/17)

(0) apresentando uma lamela

(1) sem apresentar uma lamela

A presença de uma lamela na tíbia média dos machos é uma sinapomorfia dos Euglossina. Engel (1999) considerou este caráter, juntamente com o seguinte, como apenas um caráter multiestado. Adotamos o tratamento de Michel-Salz et al. (2004) e Oliveira (2006) para este caráter, com uma construção contingente.

31- Lamela da tíbia média (MS2004/18)

(0) incompleta

(1) completa

Este caráter é considerado contingente ao anterior. *Aglae* e *Eulaema* apresentam carena completa (1), enquanto as espécies dos outros gêneros de Euglossina apresentam carena incompleta (0).

32- Tíbia média (machos)

- (0) sem uma área aveludada conspícua na face anterior
- (1) com uma área aveludada conspícua na face anterior

33- Área aveludada da tíbia média

- (0) apresentando de um a três tufos de pêlos diferenciados na região proximal
- (1) sem apresentar estes tufos

As espécies do gênero *Euglossa* apresentam de um a três tufos de pêlos dentro da área aveludada da tíbia média (aplicável somente para os caracteres com estado 1 no caráter 20).

34- Área aveludada da tíbia média (K1987/7)

- (0) com um arco de cerdas na superfície interna da tíbia
- (1) sem este arco de cerdas

As espécies do gênero *Eufriesea* apresentam a condição (0), apresentando um arco de cerdas separando as duas partes da área aveludada, ou seguindo a parte posterior da maior parte desta área (aplicável somente para os caracteres com estado 1 no caráter 20).

35- Basitarso das pernas médias dos machos

- (0) sem modificações
- (1) com uma estrutura semelhante a um pente

36- Basitarso das pernas médias dos machos (K1987/10; E1999/13 MS2004/20; AS2007/13)

- (0) sem projeções
- (1) com uma projeção dentiforme na superfície interna

37- Basitarso da perna média (machos)

- (0) sem uma projeção lateral na área proximal
- (1) com uma projeção lateral na área proximal

38- Tarsos das pernas médias dos machos (K1987/11)

- (0) sem modificação aparente
- (1) com os quatro últimos artículos enrolados atrás do basitarso (“coiled”, segundo Kimsey 1987)

39- Coxa posterior, em vista ventral (machos)

(0) com uma lamela desenvolvida

(1) sem uma lamela desenvolvida

40- Fêmures das pernas posteriores (K1987/12; E1999/12; MS2004/21; AS2007/12)

(0) sem projeções dentiformes

(1) com projeções dentiformes

41- Tíbia posterior das fêmeas (K1987/6; MS2004/28)

(0) alongada, pelo menos duas vezes mais longa que larga

(1) menos que duas vezes mais longa que larga

42- Tíbia posterior dos machos

(0) sem modificações

(1) entumescida, apresentando uma fenda conspícua (área glandular)

43- Fenda da tíbia posterior dos machos (K1982/5; K1987/13; E1999/7; MS2004/24; AS2007/7)

(0) alcançando a margem posterior da tíbia

(1) sem alcançar a margem posterior da tíbia

Em *Euglossa* e *Aglae* a fenda não atinge o ápice da tíbia (1). Em *Eulaema*, *Eufriesea* e *Exaerete* a fenda atinge o ápice. Kimsey (1987), Engel (1999) e Anjos-Silva et al. (2007) consideraram que, em *Aglae*, a fenda alcança o ápice da tíbia. Michel-Salzat et al. (2004) seguem a mesma interpretação apresentada aqui.

44- Fenda da tíbia posterior dos machos (K1987/14; E1999/6; MS2004/23; AS2007/6)

(0) estreito, encurvado na base

(1) largo e ovóide

*Eufriesea* e *Eulaema* apresentam fendas largas e ovóides (1), enquanto em *Euglossa*, *Exaerete* e *Aglae* as fendas são estreitas e encurvadas na base. Kimsey (1987), Engel (1999) e Anjos-Silva et al. (2007) interpretaram que, em *Aglae*, a fenda é ovóide, sendo (1) o estado deste caráter para o gênero anteriormente citado. Michel-Salzat et al. (2004) seguem a mesma interpretação apresentada aqui.

45- Fenda da tíbia posterior dos machos (K1987/15)

(0) com uma forte constrição sub-basal

(1) sem constrição sub-basal

46- Forma da margem apical da tíbia posterior dos machos

(0) arredondada

(1) pontiaguda

Espécies do grupo externo, *Euglossa*, *Exaerete* e *Aglae* apresentam a margem apical da tíbia arredondada (0); em *Eufriesea* e *Eulaema*, a margem é bastante pontiaguda. Kimsey (1987) considera que a margem apical da tíbia em *Aglae* é truncada.

47- Comprimento dos esporões da tíbia posterior (MS2004/30)

(0) esporão externo menor que o interno

(1) esporões interno e externo subiguais

48- Basitarso da perna posterior (fêmeas) (MS2004/36)

(0) sem aurícula

(1) com aurícula

As fêmeas de espécies da subtribo Euglossina apresentam uma franja de pêlos curtos e eretos na base do basitarso posterior, denominada aurícula, que pode desempenhar algum papel no transporte do pólen (ver Michener et al. 1978).

49- Comprimento do quinto tarsômero da perna posterior (MS2004/29)

(0) igual ao do quinto tarsômero da perna média

(1) menor que o do quinto tarsômero da perna média

(2) maior que o do quinto tarsômero da perna média

50- Margem inferior do basitarso da perna posterior (machos).

(0) quase plana, sem uma reentrância bem definida na área medial

(1) com uma reentrância conspícua na área média, formando duas projeções pontiagudas distintas

51- Asas posteriores

(0) com lobo jugal presente

(1) sem o lobo jugal

52- Asas posteriores (E1999/15; MS2004/15; AS2007/15)

(0) sem um pente na área jugal

(1) com pente jugal

53- Margem ântero-superior de T1 (MS2004/31)

(0) com uma projeção frontal

(1) sem uma projeção frontal pronunciada

54- Comprimento da porção dorsal de T1 (MS2004/32)

(0) metade do comprimento de T2

(1) um terço do comprimento de T2

55- E2 dos machos (K1987/17; MS2004/33)

(0) sem tufos de pêlos

(1) com dois tufos de pêlos na região mediana

56- Porção anterior de E7

(0) sem lobos distintos

(1) bastante prolongada e com lobos distintos no ápice

57- Braços de E7

(0) bastante curtos: comprimento subigual ao do lobo anterior

(1) comprimento bem maior que o da área média de E7

58- Lobos de E7

(0) com o ápice arredondado

(1) com o ápice pontiagudo

59- Lobos de E7

(0) alargados na região mediana

(1) sem um alargamento pronunciado na região mediana

60- E8 (machos):

(0) com uma área não esclerotizada (aparentemente vazada) na região média

(1) igualmente esclerotizado

61- E8 (machos), em vista lateral:

(0) bastante desenvolvido na região basal (que se dobra sobre o próprio E8) formando uma cavidade na região média

(1) laminar

62- Superfície proximal do E8 (machos), em vista dorsal:

(0) arredondada

(1) com um processo pontiagudo

63- Área proximal de E8 (em vista dorsal) (machos):

(0) simples

(1) com uma projeção na região média, dando uma forma de “M” a esta região

Este carácter só é aplicável aos Euglossina, que apresentam a região proximal de E8 dobrada sobre si mesmo em vista lateral (caráter 68).

64- Processo distal de E8 (em vista dorsal)

(0) sem diferenciação evidente na região média

(1) diferenciado na região média

65- Processo distal de E8 (em vista dorsal)

(0) distantemente mais largo que longo

(1) mais longo que largo

66- Processo distal de E8 (vista dorsal)

(0) com quatro projeções na região intermediária

(1) sem quatro projeções na região intermediária

Caráter aplicável apenas aos terminais com a região média do processo distal de E8 diferenciada (caráter 71).

67- Processo distal de E8 (vista dorsal)

(0) distintamente mais alargado no ápice

(1) sem alargamento pronunciado no ápice

68- Processo lateral de E8 (vista dorsal)

(0) com uma área menos esclerotizada na base, formando uma “janela”.

(1) sem diferenciação visível na base do processo lateral

69- Ápice do E8, em vista frontal

(0) com pilosidade bastante desenvolvida

(1) sem pilosidade conspícua

70- Projeção ventrolateral do gonocoxito (K1987/19; E1999/9; MS2004/35)

(0) ausente

(1) presente

71- Base da gonocoxa (em vista lateral)

(0) arredondada

(1) formando um ângulo perceptível com a superfície ventral

72- Gonóstilo (K1982/10; MS2004/37)

(0) simples

(1) bilobado

73- Valvas penianas em vista lateral (K1982/11)

(0) nitidamente arredondadas

(1) pontiagudas

74- Valvas penianas (K1987/20)

(0) com muitas cerdas

(1) sem cerdas

75- Valvas penianas (K1987/22)

- (0) com apódemas conspícuos
- (1) sem os apódemas conspícuos

#### 76- Edeago (K1987/24)

- (0) sem cerdas
- (1) com pequenas cerdas eretas

#### 77- Gonóstilo

- (0) densamente coberto por cerdas bastante desenvolvidas; comprimento das cerdas maior que duas vezes o comprimento do gonóstilo
- (1) não se apresenta coberto densamente por cerdas longas

A interpretação dos estados de cada um dos caracteres para os táxons empregados na análise filogenética pode ser observada na tabela 6.

#### 4.2.2.2. Relacionamento entre os gêneros de Euglossina

A análise com pesagem igual dos caracteres resultou em oito árvores igualmente parcimoniosas. O consenso estrito das oito árvores (comprimento: 105 passos; IC: 0,75; IR: 0,86) é apresentado na figura 14. Os caracteres são apresentados com otimização não ambígua e os valores de suporte de Bremer estão dispostos abaixo dos ramos aos quais se relacionam. A análise com pesagem implícita dos caracteres levou a apenas um cladograma (comprimento: 103 passos; IC: 0,76; IR: 0,87; ajuste total: 606,0), que é apresentado na figura 15. Ambas as análises levaram a uma mesma hipótese de agrupamento entre os gêneros de Euglossina: (*Aglae* (*Exaerete* (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*))))). Importante ressaltar que este agrupamento aparece em todas as árvores mais parcimoniosas da análise com pesagem igual de caracteres; o conflito nestas oito árvores se deve a diferenças no arranjo das espécies dentro dos gêneros *Euglossa* e *Eufriesea*. A monofilia da subtribo Euglossina foi corroborada da mesma forma que a de cada um dos gêneros. Os resultados também indicaram a monofilia do clado (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*)), todos gêneros de vida livre. *Exaerete* e *Aglae*, os gêneros parasitas, apareceram mais próximos à raiz da subtribo, sendo que *Aglae* se apresentou como gênero irmão dos demais táxons da subtribo.



Com relação à análise de inferência bayesiana (figura 16), os resultados encontrados foram os mesmos das análises de parcimônia.

#### 4.2.3. Testes de hipóteses

Compararam-se as topologias encontradas a partir da análise de inferência bayesiana de cada uma das matrizes morfológicas analisadas (matrizes originais) com topologias alternativas, com restrições escolhidas *a priori*, através do *bayes factor*. Em todos os casos, a topologia sem restrições apresentou valores de média harmônica maiores que os das topologias alternativas.

No caso das análises da matriz de Engel (1999), existe uma evidência forte que a topologia sem restrições seja superior à árvore com o agrupamento 1 (*bayes factor*: 9,12), evidência positiva que seja superior à topologia com o agrupamento 2 (*bayes factor*: 4,78) e evidência muito forte que seja superior à com o agrupamento 4 (*bayes factor*: 11,00). Em sendo assim, o relacionamento sugerido originalmente pela análise bayesiana, ((*Eufriesea* (*Aglae* + *Eulaema*)) (*Euglossa* + *Exaerete*)), é mais adequado à matriz de dados de Engel que os agrupamentos alternativos onde *Exaerete* seria o grupo irmão de (*Eufriesea* + *Eulaema*), onde existiria a monofilia de espécies com estado de caráter “palpo labial com dois escleritos” ou onde *Euglossa* seria o grupo irmão de (*Eulaema* + *Eufriesea*). O mesmo pôde ser observado nos resultados das análises de Anjos-Silva (2007). Há uma evidência forte que a árvore original ((*Aglae* + *Eulaema*), *Eufriesea*, (*Euglossa* + *Exaerete*)) seja superior à topologia com o agrupamento 1 (*bayes factor*: 8,06), e evidência positiva que a topologia original seja superior tanto à árvore com o agrupamento 2 (*bayes factor*: 2,90) quanto à com o agrupamento 4 (*bayes factor*: 3,44).

Já com relação à hipótese advinda da análise da matriz de Michel-Salzat et al. (2004), onde se encontraram os relacionamentos (*Aglae* (*Exaerete* (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*))))), a comparação entre as médias harmônicas mostrou haver uma evidência forte que esta topologia seja superior àquela com o agrupamento 1 (*bayes factor*: 5,22), e muito forte que seja superior à topologia com o agrupamento 2 (*bayes factor*: 15,66). O mais importante desta comparação é que, dada a matriz de dados original destes autores, existe evidência que a monofilia dos gêneros de vida livre (*Euglossa*, *Eulaema* e *Eufriesea*).

Da mesma forma que o realizado com os dados de matrizes anteriormente publicadas, comparou-se os valores de média harmônica da topologia original encontrada quando da análise da

matriz utilizada nesta tese com topologias alternativas. Existe uma evidência forte que a topologia encontrada sem restrições (*Aglae (Exaerete (Euglossa (Eulaema + Eufriesea))*)) seja superior ao agrupamento 1 (que coloca *Exaerete* como grupo irmão de *Eulaema + Eufriesea*) (*bayes factor*: 7,3), e uma evidência muito forte que a topologia original seja superior ao agrupamento 2 (monofilia das espécies com dois escleritos nos palpos labiais) (*bayes factor*: 34,88).

Como dito anteriormente, Kass & Raftery (1995) observaram que a comparação pelo *bayes factor* sugere a evidência de que uma topologia seja superior à outra, considerando uma hipótese nula onde as duas sejam igualmente prováveis. Das matrizes de dados já publicadas, a única que levou a uma topologia onde foi possível uma comparação direta entre a monofilia dos gêneros de vida livre e a monofilia de *Exaerete* e os gêneros dos quais é parasita, foi a de Michel-Salzat et al. (2004). E, neste caso, a primeira hipótese mostrou-se superior. O mesmo ocorreu com a análise da matriz levantada no presente trabalho. Foi possível comparar a topologia onde os gêneros de vida livre seriam monofiléticos (*Euglossa*, *Eulaema* e *Eufriesea*) com um agrupamento condizente ao proposto pela regra de Emery (*Exaerete*, *Eulaema* e *Eufriesea*). E, da mesma forma, observou-se que a hipótese que sugere a relação entre os gêneros de vida livre é superior à condizente com a regra de Emery.

## 5. DISCUSSÃO

### 5.1. Considerações sobre os resultados baseados em análises moleculares

A análise individual de cada um dos genes foi suficiente, na maioria dos casos, para corroborar a monofilia de cada um dos gêneros, mas insuficiente para hipotetizar o relacionamento entre eles. De uma forma geral, é de se esperar que as partições individuais tenham menor poder de resolução que análises combinadas (ver Almeida & Danforth 2009). O ruído existente em partições individuais pode, ainda, obscurecer o sinal que é amplificado quando diferentes partições são combinadas (ver Nixon & Carpenter 1996; Baker & DeSalle 1997; Michel-Salzat et al. 2004; Almeida & Danforth 2009).

Os modelos selecionados para cada uma das partições difere, em alguns casos, dos escolhidos nas análises anteriores de Michel-Salzat et al. (2004) e Darveau et al. (2005). A seleção

de modelos é um tópico de especial relevância no estudo de filogenias moleculares afetando muitos, senão todos, os estágios da inferência filogenética (Posada & Buckley 2004; ver Posada & Crandall 2001). No estudo de Michel-Salz et al. (2004), os modelos escolhidos para as partições 16S, COI, EF1a e LwRh foram, respectivamente, TVM+ $\Gamma$ , F81+ $\Gamma$ , HKY+ $\Gamma$  e HKY+ $\Gamma$ . No presente trabalho, os modelos relativos às partições de genes nucleares (Ef1a e LwRh) foram os mesmos (HKY+ $\Gamma$ ) mas, no caso dos genes mitocondriais, os modelos selecionados aqui envolvem um número maior de parâmetros (o modelo GTR+ $\Gamma$  foi escolhido para as partições 16S e COI). Com relação ao estudo de Darveau et al. (2005), o modelo escolhido naquela ocasião para a partição CytB foi o GTR+  $\Gamma$ , enquanto aqui o modelo GTR+I+  $\Gamma$  mostrou-se mais apropriado para a mesma partição. A utilização de um modelo com mais parâmetros que o necessário é temerária (Posada & Crandall 2001; Bos & Posada 2005; Steel 2005), principalmente porque à medida que se adiciona parâmetros a um modelo, adiciona-se o erro relacionado à estimativa destes parâmetros (ver Bos & Posada 2005). Entretanto, o critério utilizado para a seleção dos modelos, o AIC, penaliza a escolha de modelos com muitos parâmetros (ver Posada & Buckley 2004), o que pode sugerir que a escolha destes modelos mais complexos foi realmente necessária para cada uma das partições. Ademais, no trabalho de Michel-Salz et al. (2004), a versão do programa Modeltest (Posada & Crandall 1998) utilizada, 3.04, não permitia a implementação do critério AIC, da mesma forma que no estudo de Darveau et al. (2005) o modelo foi selecionado com base apenas no critério “*log-likelihood score*” (Darveau et al. 2005:3582). E tem sido sugerido que o critério AIC, juntamente com o BIC, é o mais adequado para a escolha de modelos de evolução molecular (Posada & Buckley 2004). A utilização do programa Gblocks, para a exclusão de regiões ambíguas dos alinhamentos, também pode ter relação com a parametrização dos modelos escolhidos, uma vez que as decisões de alinhamento influenciam a heterogeneidade das taxas de substituição das partições (ver Sullivan 1996). Também é possível especular se a adição de espécies de *Centris* à análise, o que não foi feito nos outros trabalhos, não pode ter levado a alterações significativas na similaridade entre as seqüências e, conseqüentemente, à necessidade de modelos com mais parâmetros.

Outra questão importante é a da utilização de diferentes partições que fornecem sinal significativamente conflitante em análises filogenéticas. O teste ILD (Farris et al. 1994) indicou haver este conflito nas partições utilizadas neste trabalho. Existe um debate se a utilização destes dados conflitantes é adequada (p. ex. Bull et al. 1993; Huelsenbeck et al. 1996; Scotland et al. 2003), sendo que alguns (p. ex. Bull et al. 1993; de Queiroz et al. 1995) sugerem que apenas partições com sinal congruente sejam analisadas em conjunto. Grandes diferenças nas taxas de substituição de nucleotídeos nas diferentes partições pode ser interpretada como incongruência,

mesmo no caso onde a topologia encontrada quando da análise destas seja a mesma (ou pelo menos congruente) (Barker & Lutzoni 2002). Assim a adição de parâmetros relacionada a diferentes taxas de transversão, na hierarquia dos modelos escolhidos para as partições estudadas (GTR x HKY), poderia ser uma das explicações da incongruência entre os dados provenientes de dados mitocondriais e nucleares. Por outro lado, um maior número de caracteres (mais de 1000, por exemplo) aumentaria a chance de que a topologia mais adequada fosse reconhecida a partir dos dados (Hillis et al. 1994; DeBry & Olmstead 2000), o que privilegiaria as análises combinadas.

A existência de muitas espécies com dados faltantes para mais de uma partição também deve ser levado em consideração. A sobreposição dos terminais analisados por Michel-Salzat et al. (2004) e Darveau et al. (2005) é bastante baixa e o reflexo disto pode ser visto no conjunto de dados utilizado aqui neste estudo, já que grande parte dele é proveniente de seqüências disponibilizadas por estes autores. Dentre os 59 terminais analisados, apenas 14 apresentaram seqüências para quatro ou cinco partições, e 32 para apenas uma (na maior parte dos casos para a partição “CytB”). A existência de táxons com dados faltantes em filogenias é comum (ver Wiens 1998), e a utilização destes tem sido objeto de discussão há bastante tempo (Nixon & Davis 1991; Platnick et al. 1991; Wiens & Reeder 1995; Wiens 1998; Philippe et al. 2004; Wiens 2006). A utilização destes terminais, onde faltam partições completas, em estudos filogenéticos, foi discutido de forma pormenorizada por Wiens (2006). Neste trabalho, uma questão importante é levantada: os táxons com muitos dados faltantes podem ser alocados corretamente na filogenia? (ver Wiens 2006). Nas análises de inferência bayesiana de conjuntos de partições, com utilização de modelos específicos para cada uma delas, a maior parte das análises se mostrou capaz de recuperar a relação entre os gêneros de *Euglossina* de forma satisfatória, além da monofilia de todos os gêneros da subtribo. Em se tratando da análise de quatro e cinco partições, inclusive, onde o problema de dados faltantes poderiam ser mais sérios, todas as análises recuperaram a monofilia dos gêneros, inclusive de *Euglossa*, onde a quantidade de espécies contando com apenas uma partição (CytB) era maior. Desta forma, é possível garantir que os terminais com dados faltantes puderam ser alocados corretamente nas filogenias (ver Wiens 2006). No caso das análises de máxima verossimilhança, a monofilia de cada um dos gêneros também foi recuperada em quase todas as análises envolvendo quatro genes e na análise de evidência total. O problema maior envolve as análises de parcimônia, onde cada gênero teve sua monofilia recuperada em poucas análises envolvendo quatro ou cinco genes. Como notado há algum tempo, a inclusão de terminais com muitos dados faltantes pode aumentar de forma significativa o número de árvores mais parcimoniosas, o que teria influência direta na resolução da árvore de consenso (Novacek 1992; Wilkinson & Benton 1995). Os efeitos de

dados faltantes em análises de parcimônia, entretanto, não são facilmente detectados, uma vez que a influência da inclusão de terminais com dados faltantes depende dos dados existentes na matriz (Kitching et al. 1998). Existem poucas evidências que justifiquem a exclusão de táxons com dados faltantes em análises moleculares, sendo que simulações indicam que quando o número de caracteres é elevado (próximo de 2000), a filogenia correta possa ser recuperada mesmo em casos onde metade dos táxons apresentem 90% de dados faltantes (Wiens 2006). Tendo em vista os resultados obtidos com diferentes partições, principalmente em análises de inferência bayesiana, com modelos específicos, que seriam mais realistas na detecção do relacionamento entre os táxons (Nylander et al. 2004; Brandley et al. 2005), é possível dizer que a adição dos terminais com dados faltantes não foi prejudicial às análises aqui realizadas.

Danforth et al. (2005) argumentam que a utilização de genes mitocondriais para estudos de filogenias de insetos em níveis supraespecíficos não seria recomendada porque os padrões de substituição destes genes levariam a níveis significativos de homoplasia. A alta taxa de substituição nesses genes poderia ser desvantajosa quando se tenta resolver divergências entre grupos ocorridas a mais de 5-10 milhões de anos (Lin & Danforth 2004). E este parece ser o caso da questão proposta aqui neste trabalho, uma vez que os registros fósseis do grupo apontam a existência de espécies que podem ser alocadas em gêneros recentes, e que datam de 15-45 milhões de anos (*Eufriesea melissiflora* (Poinar, 1998); ver Poinar 1998 e Engel 1999) ou 20 milhões de anos (*Euglossa moronei* Engel 1999; ver Engel 1999). Outra questão relativa a estes genes, é a grande predominância dos nucleotídeos A/T nas terceiras posições (Mooers & Holmes 2000; Lin & Danforth 2004). Embora não tenha sido realizada a caracterização das posições separadamente, encontrou-se uma forte predominância destas bases nos genes mitocondriais analisados.

Em sendo assim, estes autores (Lin & Danforth 2004) sugerem que o foco dos estudos filogenéticos de insetos, baseados em dados moleculares, deva privilegiar a utilização de genes nucleares. Uma das principais questões que estariam ligadas à superioridade destes genes, é o fato de que neles, o parâmetro  $\alpha$  é normalmente mais alto que nos genes mitocondriais. Baixos valores de  $\alpha$  correspondem a genes com poucas regiões com taxas de substituição muito altas e muitas regiões com taxas muito baixas. Valores elevados de  $\alpha$ , por outro lado, estariam relacionados à distribuição mais homogênea da taxa de substituição em diferentes regiões (Lin & Danforth 2004). Nos dados utilizados aqui, os valores de  $\alpha$  foram maiores para os genes mitocondriais, contrariando a proposição de Lin & Danforth (2004). As amplitudes do intervalo de confiança de 95% das médias dos valores de  $\alpha$  de cada partição, entretanto, são bastante grandes mas, mesmo assim, estes

resultados devem ser mencionados. Duas questões podem estar relacionadas a este fato: decisões de alinhamento e amostragem de táxons. O alinhamento está diretamente ligado ao parâmetro alfa da distribuição gama (Nuin et al. 2006; ver Wong et al. 2008 para outras questões relacionadas ao alinhamento) e, assim, a edição das seqüências no programa Gblocks, retirando as regiões mais problemáticas dos alinhamentos, pode ter relação com os valores de alfa associados às partições mitocondriais. Quanto à segunda questão, o aumento no número de táxons está relacionado a estimativas mais adequadas do parâmetro alfa (Sullivan et al. 1999). E nas nossas análises, o número de táxons envolvidos nas análises das partições mitocondriais foi maior que o de partições nucleares. É possível especular, então, a relação entre este fator e os maiores valores de alfa das partições mitocondriais.

Lin & Danforth (2004) também afirmam que, em análises de parcimônia sem pesagem diferencial de posições, os genes nucleares também são superiores aos mitocondriais em hipotetizar relações entre táxons. E nesta direção, a análise combinada das partições de origem nuclear aqui estudadas, LwRh e Ef1a, foi capaz de recuperar a topologia (*Aglae* (*Exaerete* (*Euglossa* (*Eufriesea* + *Eulaema*)))), mesmo resultado da análise de evidência total empregando métodos de máxima verossimilhança e inferência bayesiana, além de não ser conflitante com a análise de parcimônia dos cinco genes (que difere apenas quanto ao posicionamento de *Aglae*). O mesmo resultado foi encontrado quando da análise de inferência bayesiana e máxima verossimilhança da combinação LwRh+Ef1a.

Outra questão importante é que, independente desta discussão envolvendo a superioridade dos genes nucleares, a utilização de partições envolvendo diferentes funções e origens parece ser adequada para os estudos filogenéticos (Reed & Sperling 1999; Cognato & Vogler 2001). Assim, a utilização tanto de genes mitocondriais quanto nucleares parece ser importante para o estudo do relacionamento entre gêneros de Euglossina, devendo ser privilegiada (Michel-Salz et al. 2004).

De uma forma geral, as topologias encontradas nas análises das diferentes partições, empregando os três métodos de inferência filogenética utilizados são concordantes. Apenas as análises de parcimônia é que foram incapazes de apresentar topologias satisfatoriamente resolvidas, em grande parte dos casos. Mesmo nas análises de máxima verossimilhança e inferência bayesiana, na maior parte dos casos, os conflitos existentes entre as diferentes topologias esteve mais relacionado a problemas de resolução da topologia do que dos agrupamentos em si. E dentre os gêneros de Euglossina, *Aglae* foi o que apresentou posicionamento mais variável nas diferentes análises. Esta variação no posicionamento de *Aglae* também foi observada de uma forma menos

dramática por Michel-Salzat et al. (2004). O agrupamento de *Aglae* com terminais do grupo externo em várias análises, principalmente nas de parcimônia e máxima verossimilhança, levantam a dúvida se este agrupamento não se deve a problemas de atração de ramos longos, comuns em estudos de filogenia dos corbiculados (Lockhart & Cameron 2001). Uma das dificuldades de se inferir as relações filogenéticas entre os corbiculados, a partir de dados moleculares, é o fato de que houve repetidas extinções em linhagens destas abelhas após a divergência das quatro subtribos viventes (Apina, Bombina, Euglossina e Meliponina) (Engel 2001). Este fato resulta em um cenário onde ramos comparativamente longos unem os grupos existentes atualmente, e ramos bem mais curtos unem estes ramos longos relativos a cada subtribo. A justaposição de ramos longos conectados por ramos curtos torna difícil distinguir os sinais verdadeiramente históricos daqueles causados por convergência na história dos corbiculados (Kawakita et al. 2008). E este fato pode ser ainda mais problemático se realmente existir heterogeneidade na taxa de evolução molecular entre as quatro subtribos de Apini (Ascher et al. 2001; Kawakita et al. 2008). Como as evidências sugerem que este *Aglae* seja, realmente, o grupo irmão dos demais Euglossina (ver análises de evidência total), talvez este problema seja mais pronunciado para este táxon, levando a dificuldades na correta alocação deste gênero nas topologias.

Chama a atenção a diferença nos valores das medidas de suporte dos clados nas análises de máxima verossimilhança e inferência bayesiana envolvendo as cinco partições (figuras 2 e 3), o que de acordo com Erixon et al. (2003), é bastante comum em estudos filogenéticos. A comparação entre os valores de *bootstrap* e probabilidades posteriores é bastante complicada, e muitos autores discutem formas de tornar isso possível (Wilcox et al. 2002; Alfaro et al. 2003; Erixon et al. 2003; Huelsenbeck & Ranalla 2004). Simulações indicam que os valores de probabilidades posteriores são consistentemente superiores aos de *bootstrap* no que se relaciona a clados “reais”, conhecidos antes da simulação; por outro lado, os valores de probabilidade posterior superestimam o suporte de agrupamentos falsos (Erixon et al. 2003), principalmente em casos onde os modelos de evolução utilizados nas análises envolvem menos parâmetros que o desejado. Estes mesmos autores afirmam que, entretanto, em casos onde o modelo de evolução escolhido é adequado, os valores de probabilidade posteriores tendem a ser mais conservadores, reduzindo os problemas relacionados à superestimativa do suporte de clados. Ainda nesta direção, Huelsenbeck & Ranalla (2004) argumentam que os valores de probabilidade posterior são bastante úteis desde que o modelo de substituição de bases seja escolhido de maneira satisfatória. Alfaro et al. (2003) sustentam que a probabilidade posterior é um preditor menos tendencioso da acurácia das análises filogenéticas que o *bootstrap*, além de ser menos dependente que o *bootstrap* do número de caracteres analisados para

hipotetizar os agrupamentos em questão. A interpretação dos valores de probabilidade posterior também parece ser uma das vantagens desta medida sobre o *bootstrap* não paramétrico. Como sugerido por Huelsenbeck & Ronquist (2005:20), “até onde sabemos, os valores de probabilidades posteriores são a única medida de suporte que tem esta simples interpretação” (a de que um determinado clado esteja correto, dado o conjunto de dados e com a premissa de que as análises tenham sido realizadas de maneira correta; ver Huelsenbeck & Ranalla 2004; Huelsenbeck & Ronquist 2005). Soma-se o fato de o *bootstrap* estar longe de ser uma medida de suporte de clados acima de qualquer suspeita: a interpretação dos valores e as próprias premissas do *bootstrap* são bastante criticadas por alguns pesquisadores há um tempo considerável (p. ex. Carpenter 1992; Hillis & Bull 1993; Holmes 2003; Grant & Kluge 2003; Egan 2006).

Como discutido acima, a problemática relacionada ao correto posicionamento de *Aglae* nas topologias pode ter influência direta nos valores de *bootstrap* do clado “Euglossina” e mesmo nos relacionamentos entre os demais gêneros. E este ruído deve ser ainda maior na análise de *bootstrap*, dado o número baixo de pseudoreplicações utilizado para estas análises. A preferência aos valores de probabilidade posterior também pode emergir da suposta vantagem da análise bayesiana com modelos específicos para cada uma das partições (Nylander et al. 2004; Brandley et al. 2005), o que está diretamente relacionado aos valores de probabilidade posterior dos clados de uma análise. Vale lembrar, ainda, que baixos valores de suporte para os clados também podem estar relacionados a eventos de rápida radiação dentro de linhagens (Whitfield & Kjer 2008).

## **5.2. Considerações sobre os resultados baseados em análises morfológicas**

As diferenças nas topologias encontradas após a adição e exclusão dos caracteres, que poderiam estar relacionados ao hábito dos gêneros, demonstram a instabilidade das hipóteses sugeridas anteriormente para os gêneros de Euglossina. A influência de alterações morfológicas relacionadas ao parasitismo na classificação e taxonomia de grupos de abelhas já foi discutida em algumas oportunidades (p. ex. Michener 1961; Michener 1970; Schaefer & Renner 2008) mas o impacto direto destes caracteres na filogenia tem sido posto de lado (ver, entretanto, Roig-Alsina & Michener, 1993). A perda de resolução severa nas análises dos conjuntos de dados de Engel (1999) e Anjos-Silva et al. (2007) pode estar relacionada, uma vez que este último se utiliza de grande parte dos caracteres do primeiro. No caso da matriz de Anjos-Silva et al. (2007), nem mesmo a relação proposta entre *Aglae* e *Eulaema* foi mantida na análise com a adição dos caracteres relacionados ao



parasitismo. Interessante notar que nas análises com pesagem implícita dos caracteres, a melhor árvore encontrada foi capaz de manter os agrupamentos encontrados pela matriz original. Isto ilustra bem o aumento significativo na quantidade de homoplasias gerada pela adição de caracteres, o que pode também ser percebido pela análise visual do comportamento dos caracteres na árvore resultante da matriz alternativa, em ambos os casos, e também no aumento do número de topologias igualmente parcimoniosas e de passos na análise com as matrizes alteradas. Se assumirmos que as topologias geradas a partir da análise de uma maior número de caracteres oferece um teste mais robusto da filogenia de um grupo (ver Kluge 1997; O'Leary 2003), a aceitação da hipótese de relacionamento proposta por Engel (1999) e Anjos-Silva et al. (2007) deve ser vista com cautela.

Com relação às topologias oriundas da matriz de Michel-Salzat et al. (2004), os resultados são ainda mais interessantes. A análise da matriz original, levou a duas árvores mais parcimoniosas, cujo consenso estrito indicava uma politomia entre *Euglossa*, *Exaerete* e (*Eulaema* + *Eufriesea*). As duas árvores, analisadas individualmente, diferem na proposição do grupo irmão de (*Eulaema* + *Eufriesea*): em uma das árvores, *Exaerete* aparece como grupo irmão deste clado enquanto na segunda, *Euglossa* ocupa este posto. Como relatado em seções anteriores, as matrizes de Michel-Salzat et al. (2004) e Oliveira (2006) são as mesmas, e na análise de parcimônia deste último autor, a única topologia encontrada foi (*Aglae* (*Exaerete* (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*))))). Isso se deve ao fato de que, na análise deste autor, apenas uma das árvores mais parcimoniosas foi retida. E nesta árvore, um dos caracteres (a única sinapomorfia de fato) que sustentam o relacionamento (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*)) é o estado de caráter 28(1) “tíbias das pernas posteriores curtas, mais largas que longas” (ver Oliveira 2006), relacionado a um dos caracteres utilizados para as simulações realizadas aqui. Com a exclusão deste caráter (e dos dois outros avaliados aqui no presente trabalho), a topologia encontrada colocava *Exaerete* como grupo irmão de (*Eulaema* + *Eufriesea*). Vale ressaltar que esta mudança na topologia está relacionada a como se interpreta a relação de cleptoparasitismo entre *Exaerete* e os seus hospedeiros, *Eulaema* e *Eufriesea*: nesta última topologia parasitas e hospedeiros compartilham um mesmo ancestral comum, enquanto na primeira, com *Euglossa* aparecendo como grupo irmão de (*Eulaema* + *Eufriesea*), não. O mesmo pode ser dito das topologias de Engel (1999) e Anjos-Silva et al. (2007), onde o relacionamento originalmente proposto (*Aglae* + *Eulaema*, respectivamente parasita e hospedeiro), desaparece com a adição de novos caracteres.

A presença de caracteres apomórficos nos terminais é sempre razão para suspeitar de

parentesco e que a sua origem por convergência não deveria ser assumida *a priori* (o chamado princípio auxiliar de Hennig; Hennig 1953; 1966). Entretanto, se assumirmos que o ancestral comum dos Euglossina apresentava hábito de vida livre (ver discussão abaixo; ver Cameron 2004), e que a topologia (*Aglae* (*Exaerete* (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*)))) parece ser a mais adequada (ver resultados), o compartilhamento de estados de caracteres morfológicos relacionados à coleta de pólen seria uma simplesiomorfia. Assim, os nossos resultados apontam na direção de que a utilização de caracteres que poderiam estar relacionados ao hábito dos terminais pode ter efeitos bastante expressivos nas topologias encontradas, principalmente em se tratando de matrizes pequenas.

Uma das dificuldades da proposição das relações filogenéticas entre os gêneros de Euglossina estaria relacionada ao fato de que estas abelhas seriam muito distintas morfológicamente e muitos dos caracteres não existiriam nos potenciais grupos externos (Kimsey 1987). Talvez por isso as duas primeiras hipóteses de relacionamento (Kimsey 1982; 1987) foram propostas sem a inclusão de grupos externos nas análises. Michener (1990) critica duramente as hipóteses de Kimsey (1982; 1987), principalmente a última delas, pelos seguintes aspectos: dos 25 caracteres analisados, 16 são autapomórficos para algum dos gêneros; dos nove restantes, quatro foram polarizados de forma questionável, assumindo simplesmente que a condição mais freqüente seria a mais primitiva ou que a mais elaborada seria a mais derivada (ver Kimsey 1987). A diferença nas hipóteses propostas por Kimsey (1982; 1987), como observada por Michener (1990) é o posicionamento de *Aglae*: na topologia do primeiro estudo (Kimsey 1982), *Aglae* aparece na base, como gênero irmão dos demais Euglossina, enquanto, no segundo (Kimsey 1987), desponta em uma posição mais derivada, como grupo irmão do gênero *Eulaema*. Michener (1990) argumenta que esta mudança considerável nas topologias se deveu à inversão na polarização adotada para os estados do caráter “forma do esterno VIII dos machos” (caráter 7 de Kimsey 1982 e 18 de Kimsey 1987). Já Oliveira (2006) considera que a inversão na polarização do caráter “aspecto das valvas peniais” (caráter 11 de Kimsey 1982 e 20 de Kimsey 1987) foi a responsável pela mudança nas hipóteses. Como comentado tanto por Michener (1990) quanto por Oliveira (2006) não houve justificativa para esta mudança na interpretação. Michener (1990) sugere, então, que o único arranjo confiável a partir dos dados de Kimsey (1987) é o que coloca *Exaerete*, *Euglossa* e (*Eufriesea*, *Eulaema* e *Aglae*) em uma politomia. Mas se for considerado o posicionamento de *Aglae* na hipótese anterior (Kimsey 1982), que é totalmente incongruente mesmo com esta politomia, nem mesmo o tratamento dado por Michener (1990) parece adequado para resolver as hipóteses de Kimsey (1982; 1987). Kimsey (1987) justificou que a variação do posicionamento de *Aglae* – e a dificuldade de encontrar o seu

correto posicionamento – estaria relacionada ao hábito parasita deste gênero que o levou à extrema modificação e simplificação na morfologia externa; além disso a genitália de *Aglae* também seria completamente diferente das dos demais gêneros de Euglossina (ver também Engel 1999 e Michel-Salz et al. 2004).

O principal problema atribuído à hipótese de Engel (1999), segundo Michel-Salz et al. (2004), seria o fato de a quantidade de homoplasias ser muito alta em comparação à de sinapomorfias. Assim, de acordo com Michel-Salz et al. (2004), esta quantidade de homoplasias poderia refletir dificuldades com relação à polarização e/ou interpretação da evolução dos caracteres. Entretanto, Engel (1999:9) é claro em afirmar que “foram incluídos três grupos externos ao invés de se assumir polarização dos caracteres”. Acredito que o grande problema da hipótese de Engel (1999) é que grande parte dos caracteres utilizados para hipotetizar as relações entre os gêneros de Euglossina eram os mesmos de Kimsey (1982; 1987). A grande diferença nas hipóteses de Kimsey (1987) e Engel (1999) é o posicionamento de *Eufriesea*: enquanto no primeiro trabalho este gênero aparece como grupo irmão do clado (*Eulaema* + *Aglae*), no segundo *Eufriesea* desponta como grupo irmão de (*Exaerete* + *Euglossa*). A única sinapomorfia sustentando o clado (*Eufriesea* (*Exaerete* + *Euglossa*)) na hipótese de Engel é a “presença de um sulco pronunciado no mesossoma no qual a glossa permanece enquanto em repouso” (estado 1 para o caráter 4; ver Engel 1999). E este estado de caráter seria interpretado como homoplásico de acordo com as hipóteses de Michel-Salz et al. (2004) e aqui neste trabalho, tanto na análise morfológica quanto na molecular (e na análise de evidência total). Assim, esta hipótese de Engel (1999) deve ser vista com um pouco de cautela. E se considerarmos que a matriz de Anjos-Silva et al. (2007) é a mesma de Engel (1999), com a adição de caracteres que foram mais eficientes em recuperar as relações dentro do gênero *Exaerete* (objetivo principal do trabalho destes autores) do que entre os gêneros de Euglossina, a mesma cautela cabe para a hipótese destes últimos autores (a mesma encontrada em Engel 1999).

A hipótese filogenética tecida a partir da análise da matriz de dados apresentada no presente trabalho coloca *Aglae* como grupo irmão dos demais Euglossina, e *Exaerete* como grupo irmão dos gêneros de vida livre (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*)). Como em Michel-Salz et al. (2004), também foi encontrada a relação de grupo irmão entre os gêneros *Eulaema* e *Eufriesea*. Importante dizer que esta hipótese de relacionamento apareceu nos dois trabalhos que envolveram a análise do maior número de caracteres morfológicos: em Michel-Salz et al. (2004) foram utilizados 37 caracteres e no presente trabalho foram estudados 77 caracteres morfológicos. O relacionamento entre *Eufriesea* e *Eulaema*, nas análises de parcimônia dos caracteres estudados no presente

trabalho, é sustentado por sete sinapomorfias: ocelo medial separado dos laterais por rampas (5-0); fenda da tíbia posterior dos machos larga e ovóide (44-1); margem apical da tíbia posterior dos machos pontiaguda (46-1); pubescência densa do mesossoma (20-1); quinto tarsômero da perna posterior menor que o da perna média (49-1); esporões da tíbia posterior subiguais (47-1); reentrância conspícua na área média da margem inferior do basitarso das pernas posteriores (50-1) e gonocoxito com uma projeção ventrolateral (70-1). E este número bastante razoável de sinapomorfias se reflete no valor de suporte de Bremer (seis) atribuído a este clado.

Nas análises de Michel-Salz et al. (2004) (ver Oliveira 2006), a única sinapomorfia (não homoplásica) que sustenta o relacionamento entre *Euglossa*, *Eulaema* e *Eufriesea* se relaciona ao comprimento das pernas posteriores das fêmeas. Como discutido acima, a retirada deste caráter, e de outros que poderiam estar relacionados ao hábito de vida destes gêneros, fez com que esta relação não aparecesse mais nas análises. Na análise da nossa matriz, entretanto, este relacionamento é sustentado por três sinapomorfias: clipeo com carena média (6-1); primeiro flagelômero antenal nitidamente mais longo que o segundo (17-1) e tíbia posterior das fêmeas mais larga que longa (41-1). Uma homoplasia relacionada à presença de lobos na porção anterior de E7 (56-1) também aparece suportando este relacionamento. O estado homoplásico deste estado de caráter se deve à sua presença na espécie de *Centris* incluída como grupo externo na análise. É importante ressaltar, entretanto, que algumas destas sinapomorfias, que sustentam o relacionamento dos gêneros de vida livre, também foram utilizados por Michel-Salz et al. (2004), com interpretações diferentes. Este número de sinapomorfias, porém, fez com que o agrupamento encontrado nas nossas análises não estivesse sujeito aos caracteres que poderiam estar associados ao hábito de vida destes três gêneros (árvores não apresentadas). O valor do suporte de Bremer (três) deste agrupamento nas nossas análises, somado ao fato de se tratar de um conjunto maior de dados, atestam de uma forma mais convincente esta hipótese nas nossas análises quando comparada à de Michel-Salz et al. (2004).

Os resultados apresentados aqui também reforçam a hipótese de que *Aglae* realmente constitua o grupo irmão dos demais Euglossina. O relacionamento (*Exaerete*, *Euglossa*, *Eulaema*, *Eufriesea*) é sustentado por seis sinapomorfias: tíbia média com uma projeção apicolateral (29-0); superfície ventral do mesossoma com uma fenda conspícua (21-1) (assumindo uma reversão em *Eulaema*; 36-0); quinto tarsômero da perna posterior maior que o da perna média (49-2); basitarso da perna média com uma projeção lateral na área proximal (37-1); valvas penianas pontiagudas (73-1) e processo distal de E8 diferenciado na região média (64-1). O valor de suporte de Bremer

(cinco) também é bastante razoável e atesta a hipótese do posicionamento de *Aglae* mais próximo à raiz dos *Euglossina*, concordando com a proposição de Michel-Salzat et al. (2004) e com os resultados das análises moleculares (ver discussão abaixo).

Uma das principais vantagens da análise de inferência bayesiana de matrizes de dados morfológicos é a possibilidade de se utilizar das medidas de probabilidade posterior para inferir o suporte dos nós de interesse (Lewis 2001). E nas análises das matrizes de Engel (1999), Michel-Salzat et al. (2004) e Anjos-Silva et al. (2007) é possível observar que os valores são razoavelmente baixos, refletindo a instabilidade decorrente da adição e/ou exclusão de alguns terminais e o baixo valor de suporte de Bremer de alguns clados (principalmente no caso de Engel 1999 e Anjos-Silva et al. 2007). O caso mais interessante é o de Engel (1999), onde o posicionamento de *Eufriesea* foi alterado de forma considerável quando se compara as análises de parcimônia e inferência bayesiana. No caso desta última, todavia, o valor da probabilidade posterior associado ao clado (*Eulaema* + *Aglae*) é bastante baixo, indicando que este agrupamento quase não foi recuperado na análise. O caso da análise de Anjos-Silva et al. (2007) também é digno de menção: o relacionamento encontrado na análise de parcimônia entre os gêneros *Eufriesea* e (*Exaerete* + *Euglossa*) deixou de existir. *Eufriesea* aparece em uma politomia com (*Aglae* + *Eulaema*) e *Euglossa* + *Exaerete*), sendo que os valores de probabilidade posterior relativos a estes dois clados são consideravelmente baixos, o que coloca em evidência a pouca solidez desta hipótese. O caso de Michel-Salzat et al. (2004) parece ser menos delicado: a topologia encontrada na análise de inferência bayesiana é congruente com a de parcimônia, sendo que a resolução aumentou quando se compara esta topologia à árvore de consenso estrito. O gênero *Euglossa* apareceu em uma posição de grupo irmão do clado (*Eulaema* + *Eufriesea*), embora o valor de probabilidade posterior relacionado a este agrupamento não seja elevado. Nas análises de inferência bayesiana realizadas a partir da matriz de dados apresentada no presente trabalho, os valores de probabilidade dos clados é sensivelmente maior que os de Michel-Salzat et al. (2004), onde também foi encontrado o relacionamento (*Aglae* (*Exaerete* (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*))))). O agrupamento (*Eulaema* + *Eufriesea*) apresentou valores de probabilidade posterior elevado (1,00), mostrando que este agrupamento apareceu em todas as gerações da análise bayesiana. Ao contrário do valor próximo de 0,60 encontrado na análise da matriz de Michel-Salzat et al. (2004), o clado (*Euglossa*, *Eulaema*, *Eufriesea*) apareceu com probabilidade posterior associada de 0,88 nas nossas análises. E, da mesma forma, o clado (*Exaerete*, *Euglossa*, *Eulaema* e *Eufriesea*), com *Aglae* figurando como grupo irmão dos demais gêneros tem um valor de probabilidade posterior de 0,99.

É essencial dizer, mais uma vez, que a hipótese de agrupamento (*Aglae* (*Exaerete* (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*)))) aparece nas duas análises que envolveram o maior número de caracteres morfológicos utilizados no estudo da filogenia dos gêneros do grupo: Michel-Salzat et al. (2004) e o presente estudo. E que no nosso trabalho, com o emprego de um número ainda maior de caracteres, os valores de suporte destes grupos, na forma de probabilidade posterior, são ainda maiores que os de Michel-Salzat et al. (2004). Interessante que este padrão foi observado nas análises baseadas em dados moleculares: quanto maior o número de caracteres, maior o suporte do clado (*Euglossa*, *Eulaema* e *Eufriesea*). Como sugerido por Lewis (2001) o emprego de técnicas de inferência bayesiana é importante por permitir que a fragilidade dos agrupamentos encontrados seja avaliada de uma forma alternativa à parcimônia. E foi o que avaliamos aqui.

Lewis (2001) também comenta sobre a possibilidade de se testar as diferenças nos valores de verossimilhança obtidos através de topologias alternativas e definidas *a priori*. Realizando este tipo de comparação, foi possível extrair algumas informações dos conjuntos de dados morfológicos analisados. O foco das comparações realizadas aqui estiveram no teste do *bayes factor* dos agrupamentos alternativos relacionados à monofilia dos gêneros de vida livre (*Euglossa*, *Eulaema* e *Eufriesea*), à monofilia de *Exaerete*, *Eulaema* e *Eufriesea* (que seria condizente à regra de Emery) e à topologia onde os terminais possuindo o estado de caráter “palpo labial com dois escleritos” constituíssem um agrupamento natural. A comparação direta entre estas hipóteses foi possível em dois casos: a partir da matriz de Michel-Salzat et al. (2004) e na matriz levantada e utilizada no presente trabalho. Em ambos os casos, a topologia sem restrições hipotetizou o relacionamento entre os gêneros de vida livre. E, nesta situação, há evidência forte de que este relacionamento seja superior à hipótese que relaciona *Exaerete* a (*Eulaema* + *Eufriesea*). Como observado por Nylander et al. (2004), a convergência nos resultados das diferentes cadeias da análise bayesiana ocorreriam mais rapidamente em situações envolvendo a utilização de modelos mais complexos. Em sendo assim, a utilização de um modelo bastante simples, como sugerido por Lewis (2001) para caracteres morfológicos, poderia dificultar a convergência entre as cadeias, fato este que se refletiria nos valores da média harmônica das análises e, conseqüentemente, no *bayes factor* das comparações. Nas nossas análises, porém, os valores do *potential scale reduction factor* (Gelman & Rubin 1992) se aproximaram de 1, o que indicaria convergência entre as cadeias. E a análise visual dos gráficos construídos a partir do programa AWTY (Wilgenbusch et al. 2004) indicou que, nestas análises de dados morfológicos, a convergência entre as cadeias se mostrou bem parecida com o que foi observado para as análises de dados moleculares, com modelos mais complexos. Soma-se o fato de que nas análises morfológicas, devido ao tamanho reduzido das matrizes, o número de gerações e de

árvores descartadas (comando *burnin*; ver metodologia) também foram superiores aos das análises morfológicas. Assim é possível assumir que, dada a matriz de Michel-Salzat et al. (2004) e a do presente trabalho, a topologia (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*)) seja realmente superior a alternativa que sugere (*Exaerete* (*Eulaema* + *Eufriesea*)). Nas demais análises, das matrizes de Engel (1999) e Anjos-Silva et al. (2007), as hipóteses alternativas, colocando ou *Euglossa* ou *Exaerete* como grupo irmão de *Eulaema* + *Eufriesea*, mostraram-se igualmente inferiores quando comparadas à topologia encontrada sem restrições. Destas análises, então, não se poderia escolher nenhuma destas árvores como alternativas às que foram sugeridas quando da análise sem restrições. Com relação ao agrupamento alternativo que assumiria a monofilia dos terminais com dois escleritos nos palpos labiais, em todas as análises houve evidência de que esta topologia seria inferior aos agrupamentos encontrados nas análises sem restrições. E é digno de menção que mesmo nas matrizes de Engel (1999) e Anjos-Silva et al. (2007), onde o número de caracteres é reduzido, e o relacionamento de *Aglae* + *Eulaema* – ambos os gêneros com este estado de caráter – proposto, a monofilia dos terminais com dois escleritos nos palpos labiais (que incluiria também algumas espécies de *Exaerete*) não foi suportada.

### 5.3. Monofilia dos gêneros de Euglossina e hipótese de relacionamento entre eles

A monofilia de cada um dos gêneros de Euglossina foi corroborada, da mesma forma que em Kimsey (1982; 1987), Engel (1999), Darveau et al. (2004), Michel-Salzat et al. (2004), Oliveira (2006) e Anjos-Silva et al. (2007), que também confirmaram que cada gênero de Euglossina constitui um grupo natural. E, dado o número de terminais utilizados, este foi o teste mais severo (ver Kluge 1997) para a monofilia de *Euglossa*, o gênero mais especioso da subtribo.

O único gênero cuja monofilia foi colocada em xeque, em trabalhos anteriores, é *Exaerete*. Moure (1964) afirma que *Exaerete* pode ser dividido em dois grupos naturais, o primeiro próximo a *Eulaema* (as espécies com dois escleritos no palpo labial) e o segundo próximo à *Euglossa* (as espécies com quatro escleritos no palpo labial). Análises filogenéticas que trataram dos relacionamentos das espécies deste gênero (Engel 1999; Anjos-Silva et al. 2007), entretanto, reconhecem a monofilia do gênero. No segundo deles (Anjos-Silva et al. 2007), que contou com um número maior de caracteres e todas as espécies de *Exaerete*, os dois grupos de espécies propostos por Moure (1964) foram reconhecidos: *Exaerete smaragdina*, *Exaerete frontalis* e *Exaerete lepeletieri* Oliveira & Nemésio, 2003 constituem um clado (o das espécies com dois escleritos no

palpo labial); *Exaerete dentata*, *Exaerete trochanterica* Friese, 1900, *Exaerete azteca* Moure, 1964 e *Exaerete guaykuru* Anjos Silva & Rebêlo 2006 formam o outro agrupamento (o das espécies com quatro escleritos). Importante ressaltar que em nossas reanálises da matriz de Anjos-Silva et al. (2007), envolvendo inferência bayesiana, este segundo agrupamento desapareceu; a monofilia de *Exaerete*, entretanto, foi corroborada da mesma forma.

As topologias encontradas a partir da análise dos dados de morfologia levantados no presente estudo também corroboram a monofilia do gênero *Exaerete*. E, das análises a partir de dados moleculares, não se pode extrair nenhuma conclusão sobre a monofilia deste gênero, uma vez que apenas espécies do grupo **frontalis** foram utilizadas. Mas, de uma forma indireta, podemos encontrar suporte para a monofilia de *Exaerete* nas análises moleculares: se as espécies com dois escleritos nos palpos labiais constituíssem, realmente, um grupo natural (as espécies de *Exaerete* próximas a *Eulaema* segundo Moure 1964) seria de se esperar que este agrupamento aparecesse nas análises. Entretanto, em nenhuma das 93 análises, isso ocorreu. E outra informação importante pode ser retirada do teste de *bayes factor* entre a topologia encontrada a partir da análise do conjunto completo de dados moleculares e a topologia alternativa sugerindo a monofilia dos terminais com dois escleritos nos palpos labiais: existe uma evidência muito forte que a primeira seja a correta. É inegável, porém, que apenas análises moleculares envolvendo terminais do grupo **dentata** poderão testar de forma mais adequada esta questão.

Os resultados aqui demonstrados corroboram a hipótese de que os gêneros não parasitas realmente constituam um agrupamento monofilético. O acúmulo de evidência (número de caracteres) nas análises moleculares indicou haver uma relação entre este número de caracteres analisados e os valores de probabilidade posterior dos clados (*Euglossa*, (*Eulaema*, *Eufriesea*)). E se considerarmos o valor de probabilidade posterior como um bom indicador de suporte de um clado (ver discussão acima; ver discussão em Huelsenbeck & Ronquist 2005), este fato se torna bastante relevante, uma vez que os dados sugerem que quanto mais próxima uma análise estiver de um cenário de evidência total, maior os valores ligados ao suporte deste clado. Há quem defenda que qualquer sinal histórico (filogenético) presente nos dados aumentará com o número de caracteres analisados, e este sinal histórico deixará em segundo plano sinais de outra natureza que, porventura, existam nos dados (Naylor & Adams 2003; ver discussão em Rieppel 2005); além do que o ruído existente em partições individuais podem obscurecer o sinal filogenético real que é amplificado quando os dados são combinados (Nixon & Carpenter 1996; Baker & DeSalle 1997). Desta forma, a maior inclusão possível de dados resultariam em um teste mais robusto das relações filogenéticas de



um grupo (Kluge 1997; ver O'Leary et al. 2003). A relação entre metodologias probabilísticas de análise de dados filogenéticos (máxima verossimilhança e inferência bayesiana) e o princípio do teste de congruência (que está diretamente ligado à idéia de evidência total) ainda permanece por ser discutido (Rieppel 2005). Entretanto, esta abordagem comparativa já foi realizada anteriormente (p. ex. Kawakita et al. 2008), comparando os valores de *bootstrap* relacionados a clados advindos de análises de verossimilhança e número de caracteres, resultando em informações importantes a respeito dos agrupamentos considerados. A relação entre o número de caracteres e valores de medidas de suporte sugere que a expansão da quantidade de dados utilizados na análise levaria a que uma mesma topologia fosse encontrada; porém esta convergência não garante, necessariamente, que os clados encontrados sejam, de fato, reais (ver Kawakita et al. 2008).

Além disso, o teste de topologias alternativas através do *Bayes factor* corroboram a superioridade estatística da topologia (*Aglae* (*Exaerete* (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*)))), onde os grupos não parasitas são monofiléticos, sobre as três alternativas testadas: monofilia do clado (*Exaerete* (*Eufriesea* + *Eulaema*)), monofilia dos terminais que apresentam o estado de caráter “palpo labial com dois escleritos” (ver metodologia) e monofilia dos gêneros parasitas. Se for considerado o fato que as análises moleculares realizadas aqui envolveram o maior conjunto de dados utilizados para a proposição das relações filogenéticas entre os gêneros de Euglossina, esta superioridade da topologia (*Aglae* (*Exaerete* (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*)))) é relevante.

As análises moleculares sem a presença de grupos externos também apontam nesta direção, uma vez que não foram encontradas evidências de relação de grupos irmãos entre parasitas e hospedeiros. Os gêneros parasitas *Aglae* e *Exaerete* não apareceram proximamente relacionados aos seus hospedeiros (*Eulaema* no caso de *Aglae* e *Eulaema* e *Eufriesea* no caso de *Exaerete*) em nenhum dos dois casos (análises de inferência bayesiana e máxima verossimilhança). O papel dos grupos externos e a influência destes nos relacionamentos do grupo interno já são discutidas há bastante tempo (p. ex. Donoghue & Cantino 1984; Maddison et al. 1984; Milinkovich & Lyons-Weiler 1998; Lyons-Weiler et al. 1998) e alguns trabalhos empíricos (p. ex. Greenwood et al. 2001) tratam desta questão, advertindo sobre estes possíveis efeitos na interpretação das topologias. Os relacionamentos entre os gêneros de Euglossina são congruentes quando se avaliam as topologias encontradas com e sem enraizamento com os grupos externos. O que mais chama a atenção nos nossos resultados, todavia, é a variação nos valores de *bootstrap* quando se comparam estes cenários. O suporte para o clado (*Eulaema* + *Eufriesea*) que era bastante baixo nas análises com grupo externo (0,48), passou a ser de 0,92 na topologia não enraizada e sem grupo externo. O

mesmo pode se dizer dos valores de *bootstrap* relacionados à monofilia de cada um dos gêneros. Como tratado na seção 5.1., grande parte desta variação pode estar relacionada ao comportamento de *Aglae* nas pseudoreplicações do *bootstrap* nas análises com grupo externo.

Discutiu-se na seção 5.2. o fato de que as hipóteses alternativas à encontrada aqui, (*Aglae* (*Exaerete* (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*))))), propostas a partir de análises baseadas em caracteres morfológicos, apresentam alguns problemas que as tornam bastante discutíveis. E com relação à hipótese de Darveau et al. (2005), a única baseada em dados moleculares que propõe um relacionamento diferente do encontrado no presente trabalho e em Michel-Salzat et al. (2004), o fato de *Aglae* não estar presente na análise dificulta uma possível comparação. E deve se levar em conta que nas nossas análises onde a partição CytB – a única analisada por Darveau et al. (2005) – foi avaliada juntamente com outros genes, a hipótese de Darveau et al. (2005) não foi corroborada.

Em sendo assim, o posicionamento de *Aglae* e *Exaerete*, mais próximos à raiz dos Euglossina que os seus gêneros hospedeiros, viola o proposto pela regra de Emery, que se aplica a vários casos de interação parasita/ hospedeiro em Hymenoptera (ver Lowe et al. 2002). Consideram-se duas formas da regra de Emery: a estrita, onde o parasita e seu hospedeiro são espécies crípticas; e a relaxada (*loose version*), onde os parasitas e hospedeiros constituem unidades monofiléticas próximas que compartilharam um mesmo ancestral comum (ver Wilson 1971; Ronquist 1994; Lowe & Crozier 1997; Lowe et al. 2002). Se a hipótese apresentada aqui é verdadeira, assume-se que nenhum dos gêneros não parasitas atuais (*Euglossa*, *Eulaema* e *Eufriesea*) teriam se diversificado à época onde os dois gêneros parasitas (*Aglae* e *Exaerete*) já o teriam feito (Michel-Salzat et al. 2004), o que violaria qualquer forma da regra.

O cleptoparasitismo é uma estratégia evolutiva bem sucedida; o fato de ter evoluído diversas vezes dentro das abelhas parece ser um bom indicativo de que realmente constitua um atalho evolutivo muito mais curto do que se imagina (Wuellner 1999). Entretanto, as estimativas do número de vezes que este comportamento surgiu nas abelhas é bastante variável, sendo propostos desde seis surgimentos (Straka & Bogusch 2007), até 27 (Rozen 2000). Em se adotando uma estimativa mais conservadora, seis (Straka & Bogusch 2007), é surpreendente que duas destas origens tenham ocorrido duas vezes em uma mesma subtribo. Três seqüências de eventos foram sugeridas para explicar os casos onde a regra de Emery, em ambas as formas, pode ser aplicada: (i) parasitas obrigatórios podem se originar da especiação simpátrica do seus hospedeiros coespecíficos (ver Bourke & Franks 1991); (ii) uma espécie não parasita pode se dividir alopatricamente em duas espécies crípticas; em simpatria secundária, uma das formas pode vir a

parasitar a outra (Wilson 1971); (iii) o parasitismo intraespecífico vem a surgir e é mantido em uma frequência intermediária em uma população que sofre especiação alopátrica; pequenas diferenças biológicas levam uma das espécies (espécie 1) a apresentar um nível de parasitismo maior que o da outra espécie (espécie 2); em simpatria secundária, uma espécie pode vir a parasitar a outra. Devido à diferença nas taxas de parasitismo entre as duas espécies, a espécie 1 se tornaria estritamente parasita da espécie 2 (Starr 1979) (revistos em Lowe et al. 2002). No caso específico de espécies facultativamente cleptoparasitas, originadas por especiação simpátrica, os cenários possíveis incluem (i) a extinção dos hospedeiros coespecíficos com posterior mudança para outra espécie hospedeira, da qual se tornariam parasitas obrigatórios; ou (ii) esta mudança poderia ocorrer de forma mais direta: indivíduos de uma espécie simplesmente se tornariam cleptoparasitas de outras abelhas sem primeiro parasitar a sua própria espécie (Wuellner 1999).

Dada a hipótese de relacionamento entre os gêneros de Euglossina, ou o cleptoparasitismo é o estado ancestral no grupo ou este comportamento surgiu duas vezes. A segunda hipótese parece mais adequada, devido ao fato de, como dito acima, este comportamento ter surgido várias vezes nas abelhas além da necessidade de se hipotetizar inúmeros eventos de ganho de características morfológicas (por exemplo o aparato coletor de pólen) que foram perdidas com o advento do hábito cleptoparasita (ver Cameron 2004; para regra de Dollo: Collin & Miglietta 2008; simplificação da morfologia em parasitas: Rozen 1991; Rozen & Kamel 2008). Em sendo assim, é necessário hipotetizar que para que se chegasse ao padrão de parasitismo que vemos atualmente, tanto *Aglae* quanto *Exaerete* passaram por uma troca de hospedeiros.

É possível que os gêneros *Aglae* e *Exaerete* tenham sido mais especiosos incluindo, em outro momento, espécies de vida livre das quais as formas atuais seriam cleptoparasitas (Michel-Salzat et al. 2004). Neste cenário, após a extinção destas linhagens de vida livre, houve uma troca de hospedeiro, que poderia ser tanto o ancestral do clado (*Eulaema* + *Eufriesea*), quanto espécies destes gêneros já diferenciados. Esta hipótese seria compatível com o modelo (i) de Wuellner (1999) discutido acima. Outra alternativa é que *Aglae* e *Exaerete* seriam cleptoparasitas de outras linhagens de Euglossina que se tornaram extintas, tendo ocorrido a troca para seus hospedeiros atuais (ou para o ancestral comum de *Eufriesea* + *Eulaema*). O registro fóssil indica a extinção de um número considerável de linhagens de abelhas corbiculadas no Eoceno, há aproximadamente 45 milhões de anos (Engel 2001), o que poderia dar um pouco mais de credibilidade para a hipótese da extinção dos hospedeiros primários destes gêneros cleptoparasitas. E a presença de espécies extintas no registro fóssil da subtribo Euglossina (Poinar 1998; Engel 1999; Hinojosa-Díaz & Engel 2007)

também reforça esta idéia. Interessante lembrar, também, que uma espécie fóssil de *Eufriesea* apresenta idade estimada entre 15 e 45 milhões de anos (ver Poinar 1998; Engel 1999), o que poderia sugerir que a troca de hospedeiro possa ter ocorrido diretamente para as espécies dos gêneros atualmente conhecidos. A possível extinção de linhagens de Euglossina no Eoceno também poderia estar relacionada à hipótese de filogenia do grupo que apresentamos aqui; com a falta de algumas linhagens, um relacionamento mais próximo entre parasitas e hospedeiros, condizente com uma forma relaxada da regra de Emery, poderia realmente existir na subtribo. Uma outra possibilidade é a de que espécies dos gêneros *Exaerete* e *Aglae* tenham simplesmente começado a parasitar espécies de *Eulaema* e *Eufriesea* (ou o ancestral deste clado), algo próximo ao modelo (ii) de Wuellner (1999). O fato de parasitarem estas abelhas poderia ser, então, o responsável pela manutenção destas linhagens atuais de parasitas (ou de seus ancestrais) em meio à extinção de outros clados e mesmo outras espécies dos gêneros *Aglae* ou *Exaerete*. Como sugerido por Michel-Salzat et al. (2004), entretanto, sem um registro fóssil mais abrangente, todas estas hipóteses são meramente especulativas. Além disso, é necessário estimar o intervalo de tempo existente entre a diversificação tanto dos gêneros parasitas quanto dos parasitados para que estes padrões se tornem mais claros (ver Smith et al. 2007).

Esta associação secundária – derivada de uma troca de hospedeiros entre os gêneros envolvidos – pode se refletir na forma como o comportamento de parasitismo se apresenta. Aparentemente não existe nenhuma adaptação dos parasitas (relacionada à camuflagem visual ou química) que os permitiria entrar de forma despercebida nos ninhos. E, por outro lado, não é óbvio que os hospedeiros tenham desenvolvido qualquer comportamento defensivo (Cameron 2004): as fêmeas de *Eulaema nigrita*, por exemplo, não apresentam comportamento de guarda que poderia evitar o parasitismo de *Exaerete smaragdina* (ver Santos & Garófalo 1994; Garófalo & Rozen 2001). Nesta direção, as taxas de parasitismo em ninhos de *Eulaema* por espécies de *Exaerete* podem ser altíssimas, alcançando valores de 76% (Ackerman & Montalvo 1985) e 100% (Garófalo & Rozen 2001). Em um cenário onde adaptações sucessivas ocorressem de ambas as partes, seria esperado que ocorresse especialização nas relações (Foitzik et al. 2003; Bogusch et al. 2006). E este não parece ser o caso: *Exaerete dentata* é parasita de *Eufriesea auriceps* (Friese), *Eufriesea smaragdina* (Perty) e *Eufriesea surinamensis* enquanto *Exaerete smaragdina* está relacionada a ninhos de *Eufriesea surinamensis* e *Eulaema nigrita*. As generalizações das relações entre cleptoparasitas e hospedeiros em Euglossina, todavia, podem ser bastante prematuras, uma vez que são baseadas em observações fortuitas (Nemésio & Silveira 2006).

Como sugerido por Anjos-Silva et al. (2007) seria particularmente interessante descobrir se espécies de *Exaerete* seriam capazes de parasitar espécies de *Euglossa*. O fato de algumas espécies de *Euglossa*, particularmente dos subgêneros *Glossura* e *Glossuropoda*, apresentarem um tamanho corporal grande (ver Roubik & Hanson 2004), faria com que estas fossem possíveis hospedeiros de *Exaerete* (Nemésio & Silveira 2006). Mas uma informação publicada recentemente por Kamke et al. (2008) chama a atenção: na mesma área onde estes autores registraram que *Eufriesea smaragdina* constituía um hospedeiro do cleptoparasita *Exaerete dentata*, não foi constatado este tipo de interação entre o cleptoparasita e *Euglossa annectans* Dressler mesmo após cinco anos de estudos de ninhos-armadilha. Entretanto, é necessário dizer que *Euglossa annectans* é uma espécie de tamanho de corpo pequeno quando comparado às demais espécies dentro do subgênero *Glossura* (ver Faria Jr. & Melo 2007). Importante ressaltar que a biologia de nidificação de *Euglossa intersecta* (uma espécie grande do subgênero *Glossuropoda*) foi estudada e o parasitismo por *Exaerete* não foi registrado (Zucchi et al. 1969a). É sugerido que o sucesso no hábito cleptoparasita em abelhas seja, em parte, densidade-dependente. Assim, os parasitas seriam raros ou estariam ausentes onde os seus hospedeiros não fossem encontrados (Wcislo 1987). Dada a alta frequência relativa de *Euglossa* em muitos levantamentos realizados na região neotropical, seria esperado uma frequência mais elevada de *Exaerete* se houvesse associação entre os gêneros (ver resultados de, por exemplo, Ackerman 1983; Becker et al. 1991; Rebêlo & Garófalo 1991; Neves & Viana 1997; Faria Jr. & Silveira em preparação; Mattozo et al. em preparação). Mais um fato que aponta neste sentido é a existência de correlação positiva entre a frequência de pares de espécies de *Exaerete* e de hospedeiros do gênero *Eulaema* (Nemésio & Silveira 2006).

É difícil garantir que *Exaerete* não parasite alguma espécie de *Euglossa*, principalmente pela escassez de informações. Apenas dois trabalhos tratam de forma pormenorizada das relações entre espécies de *Exaerete* e seus hospedeiros (Bennett 1972; Garófalo & Rozen 2001); os demais registros são observações fortuitas. O caso mais extremo é o da interação entre *Aglae caerulea* e *Eulaema nigrita*, que só foi observada uma vez (Myers 1935; ver Ramírez et al. 2002). E novas relações entre parasitas e espécies de Euglossina foram registradas apenas recentemente, como as interações entre conopídeos (Diptera) e duas espécies de *Euglossa* (Melo et al. 2008).

A diferença no tamanho de corpo entre *Exaerete* e *Euglossa* parece ser um limitante para que a interação entre estes gêneros efetivamente ocorra (Anjos-Silva et al. 2007). E esta pode ser uma das hipóteses do porquê em uma eventual troca de hospedeiros, a linhagem *Eulaema* + *Eufriesea* (constituída de abelhas grandes; ver Roubik & Hanson 2004) tenha passado a ser hospedeira de

*Aglae* e *Exaerete*. Mas será que antes de parasitar esta linhagem, *Exaerete* se relacionou com o ancestral da linhagem (*Euglossa*, *Eulaema*, *Eufriesea*)? (ver Cameron 2004). Tendo em vista os resultados encontrados na análise de inferência bayesiana da partição *cytb* (a análise com mais representantes de *Euglossa*), onde os terminais representantes dos subgêneros *Glossura* e *Glossuropoda* apareceram mais próximo à raiz de *Euglossa* do que os terminais representantes de *Euglossa s. str.* (subgênero mais especioso de *Euglossa*, composto por espécies de tamanho de corpo pequeno), é tentador especular que uma possível relação pretérita com abelhas cleptoparasitas de tamanho de corpo grande (*Exaerete* ou mesmo alguma linhagem extinta específica em parasitar *Euglossa*) tenha direcionado a evolução do tamanho de corpo reduzido encontrado na maior parte das espécies do gênero *Euglossa*. Dick et al. (2004) estudaram, através de análises do gene COI, a filogeografia de algumas espécies de Euglossina e na topologia encontrada por estes autores, *Euglossa intersecta* aparece como grupo irmão das demais espécies do gênero. Este resultado, entretanto, não foi encontrado nas nossas análises envolvendo a partição COI. É necessário esclarecer, todavia, que a proposição do relacionamento entre as espécies do gênero *Euglossa* não era objetivo primário nem do trabalho de Dick et al. (2004) nem do presente estudo. Apenas com um estudo pormenorizado das relações filogenéticas entre as espécies (e subgêneros) de *Euglossa* esta hipótese aqui proposta poderá ser efetivamente testada.

Outra hipótese que pode ser aventada é a de que a diversidade de *Euglossa* (a linhagem mais especiosa da subtribo; ver Moure et al. 2007) possa estar relacionada à ausência de um gênero cleptoparasita, também pertencente à subtribo Euglossina, que ataque estas abelhas. Parasitas mais proximamente relacionados aos seus hospedeiros poderiam provocar danos mais consideráveis a estes últimos, uma vez que teriam mais chances de driblar possíveis defesas exibidas pelas espécies as quais atacam (Lowe et al. 2002; ver Carpenter et al. 1993). É possível acreditar que o cleptoparasitismo por *Exaerete* spp. realmente constituam uma pressão para seus hospedeiros nos gêneros *Eulaema* e *Eufriesea* (ver Garófalo & Rozen 2001; Nemésio & Silveira 2006). Depois de localizar o ninho de um hospedeiro, fêmeas de *Exaerete smaragdina* retornam à ele sucessivas vezes para parasitar as novas células que estiverem completas; estas revisitas periódicas aos ninhos levam a altos níveis de parasitismo (Garófalo & Rozen 2001). Embora este tipo de comportamento tenha sido observado apenas para *Eufriesea smaragdina*, é de esperar que ele seja amplamente distribuído entre as espécies do gênero, o que explicaria as altas taxas de parasitismo constatada por diferente autores: 50,0% (*Exaerete smaragdina* em *Eulaema nigrita*, Moure 1946); 33,3% (*Exaerete dentata* em *Eufriesea auriceps*, Zucchi et al. 1969b); 76,0% (*Exaerete frontalis* em *Eulaema meriana*, Ackerman & Montalvo 1985); 11,1–100,0% (*Exaerete smaragdina* em *Eulaema nigrita*, Garófalo &

Rozen 2001). Acredita-se, inclusive, que a pressão realizada por cleptoparasitas do gênero *Exaerete* seja a razão pela qual *Eulaema nigrita*, uma espécie amplamente distribuída na região neotropical (Moure et al. 2007), seja a explicação pela qual esta espécie esteja ausente ou presente em baixas densidades em áreas florestadas da Amazônia (Nemésio & Silveira 2006). E a ausência de tais pressões pode ter sido um fator importante na evolução e diversificação de *Euglossa*.

O entendimento da evolução do cleptoparasitismo na subtribo Euglossina poderia avançar de forma considerável com a realização de alguns estudos de biologia da nidificação: (i) de espécies de *Euglossa* de tamanho de corpo grande (principalmente as do gênero *Glossuropoda*), visando detectar o parasitismo por espécies de *Exaerete* ou acumular evidências de que esta relação realmente não ocorra; (ii) de espécies de *Eulaema* e *Eufriesea* em áreas onde poderiam ser detectadas interações entre estas abelhas e outros táxons de *Exaerete* (p. ex. *Exaerete azteca* Moure, 1964, *Exaerete trochanterica* (Friese, 1900) e *Exaerete guaykuru* Anjos-Silva & Rebêlo 2006), o que possibilitaria entender como as associações com hospedeiros evoluíram nas diferentes linhagens de *Exaerete* (ver Moure 1964; Anjos-Silva et al. 2007); (iii) de espécies de *Eulaema* (e mesmo *Eufriesea*) em áreas onde a ocorrência de *Aglae caerulea* é confirmada (ver Moure et al. 2007; Anjos-Silva et al. 2006), possibilitando verificar o quanto a associação desta espécie com um único hospedeiro, *Eulaema nigrita* (Myers 1935; ver Ramírez et al. 2002), é um simples artefato relacionado à falta de informação.

Incertezas na filogenia dos gêneros de Euglossina limitariam, e muito, o entendimento da evolução do grupo e de aspectos de sua bionomia (Cameron 2004). Acreditamos, entretanto, que as análises realizadas neste presente trabalho possam ter contribuído para que o estudo das relações entre os gêneros de Euglossina tenha se aproximado de um panorama mais satisfatório.

## 6. CONCLUSÕES

A partir da análise e discussão dos dados aqui apresentados, é possível concluir que: (i) análises morfológicas realizadas a partir do re-estudo de caracteres anteriormente publicados, em conjunto com a proposição de novos caracteres, apontam para o seguinte relacionamento entre os gêneros de Euglossina: (*Aglae* (*Exaerete* (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*))))); (ii) a remoção e/ou adição de caracteres relacionados ao hábito de vida dos gêneros influenciou de forma significativa os relacionamentos encontrados em trabalhos anteriormente publicados; (iii) a reanálise dos caracteres moleculares disponíveis, incluindo a realização de análises com modelos específicos para

cada uma das partições envolvidas corrobora o relacionamento (*Aglae* (*Exaerete* (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*))))); (iv) o valor das probabilidades posteriores associados aos clados (*Euglossa*, *Eulaema*, *Eufriesea*) e (*Eulaema* + *Eufriesea*) apresenta relação positiva e significativa com o número de caracteres utilizados nas análises bayesianas.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ackerman, J. D. 1983. Diversity and seasonality of male euglossine bees (Hymenoptera: Apidae) in central Panama. **Ecology** **64**: 274–283.
- Ackerman, J. D. & A. M. Montalvo. 1985. Longevity of euglossine bees. **Biotropica** **17**: 79–81.
- Alexander, B. A. & C. D. Michener. 1995. Phylogenetic studies of the families of the short-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). **The University of Kansas Science Bulletin** **55**: 377–424.
- Alfaro, M. E.; S. Zoller & F. Luzzoni. 2003. Bayes or bootstrap? A simulation study comparing the performance of Bayesian Markov chain Monte Carlo sampling and bootstrapping in assessing phylogenetic confidence. **Molecular Biology and Evolution** **20**: 255–266.
- Almeida, E. A. B. & B. N. Danforth. 2009. Phylogeny of colletid bees (Hymenoptera: Colletidae) inferred from four nuclear genes. **Molecular Phylogenetics and Evolution** **50**: 290–309.
- Anjos-Silva, E. J.; Engel, M. S. & S. R. Andena. 2007. Phylogeny of the cleptoparasitic bee genus *Exaerete* (Hymenoptera: Apidae). **Apidologie** **38**: 1–7.
- Archie, J. W. 1989. A randomization test for phylogenetic information in systematic data. **Systematic Zoology** **38**: 219–252.
- Ascher, J. S.; B. N. Danforth & S. Ji. 2001. Phylogenetic utility of the major opsin in bees (Hymenoptera: Apoidea): a reassessment. **Molecular Phylogenetics and Evolution** **19**: 76–93.
- Augusto, S. C. & C. A. Garófalo. 2004. Nesting biology and social structure of *Euglossa* (*Euglossa*) *townsendi* Cockerell (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). **Insectes Sociaux** **51**: 400–409.
- Barker, F. K. & F. M. Lutzoni. 2002. Spurious rejection of phylogenetic congruence by the ILD test: a simulation study. **Systematic Biology** **51**: 625–637.
- Barth, F. G. 1991. **Insects and flowers: the biology of a partnership**. Princeton University Press.
- Becker, P.; J. S. Moure & F. J. A. Peralta. 1991. More about euglossine bees in Amazonian Forest fragments. **Biotropica** **23**: 586–591.
- Bennett, F. D. 1972. Observations on *Exaerete* spp. and their hosts *Eulaema terminata* and *Euplusia surinamensis* (Hymen., Apidae, Euglossinae) in Trinidad. **Journal of the New York Entomological Society** **80**: 118–124.
- Bogusch, P.; L. Kratochvíl & J. Straka. 2006. Generalist cuckoo bees (Hymenoptera: Apoidea: *Sphecodes*) are species-specialist at the individual level. **Behavioral Ecology and Sociobiology** **60**: 422–429.



- Bos, D. H. & D. Posada. 2005. Using models of nucleotide evolution to build phylogenetic trees. **Developmental and Comparative Immunology** **29**: 211–227.
- Bourke A. F. G. & N. R. Franks. 1991. Alternative adaptation , sympatric speciation and the evolution of parasitic inquiline ants. **Biological Journal of the Linnean Society** **43**: 157–178.
- Brandley, M. C.; A. Schmitz & T. W. Reeder. 2005. Partitioned bayesian analysis, partition choice, and the phylogenetic relationships of scincid lizards. **Systematic Biology** **54**: 373–390.
- Bremer, K. 1994. Branch support and clade stability. **Cladistics** **10**: 295–304.
- Bull, J. J.; J. P. Huelsenbeck; C. W. Cunningham; D. L. Swofford & P. J. Waddell. 1993. Partitioning and combining data in phylogenetic analysis. **Systematic Biology** **42**: 384–397.
- Cameron, S. A. 1993. Multiple origins of advanced eusociality in bees inferred from mitochondrial DNA sequences. **Proceedings of the National Academy of Sciences** **90**: 8687–8691.
- Cameron, S. A. 2004. Phylogeny and biology of Neotropical orchid bees (Euglossini). **Annual Review of Entomology** **49**: 377–404.
- Cameron, S. A. & P. Mardulyn. 2001. Multiple molecular data sets suggest independent origins of highly eusocial behavior in bees (Hymenoptera: Apinae). **Systematic Biology** **50**: 194–214.
- Carpenter, J. M. 1992. Random cladistics. **Cladistics** **8**: 147–153.
- Carpenter, J. M.; J. E. Strassmann; S. Turillazzi. C. R. Hughes; C. R. Solís & R. Cervo. 1993. Phylogenetic relationships among paper wasp social parasites and their hosts (Hymenoptera; Vespidae; Polistinae). **Cladistics** **9**: 129–146.
- Castresana, J. 2000. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. **Molecular Biology and Evolution** **17**: 540–552.
- Cognato A. I. & A. P. Vogler. 2001. Exploring data interaction and nucleotide alignment in a multiple gene analysis of *Ips* (Coleoptera: Scolytinae). **Systematic Biology** **50**: 758–780.
- Collin, R. & M. P. Miglietta. 2008. Reversing opinions on Dollo's Law. **Trends in Ecology & Evolution** **23**: 602–609.
- Costanza, R.; R. D'Arge; R. de Groot; S. Farber; M. Grasso; B. Hannon; K. Limburg; S. Ñame; R. V. O'Neill; J. Paruelo; R. G. Raskin; P. Sutton & M. Van Den Belt. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. **Nature** **387**: 253–260
- Cruz-Landim, C.; A. C. Stort; M. A. C. Cruz & E. W. Kitajima. 1965. Órgão tibial dos machos de Euglossini. Estudo ao microscópio óptico e eletrônico. **Revista Brasileira de Biologia** **25**: 323–342.
- Danforth, B. N. 1999. Phylogeny of the bee genus *Lasioglossum* (Hymenoptera: Halictidae) based on mitochondrial cytochrome oxidase. **Systematic Entomology** **24**: 377–393.
- Danforth, B. N.; L. Conway & S. Ji. 2003. Phylogeny of eusocial *Lasioglossum* reveals multiple losses of eusociality within a primitively eusocial clade of bees (Hymenoptera: Halictidae). **Systematic Biology** **52**: 23–36.
- Danforth, B. N.; S. G. Brady; S. D. Sipes & A. Pearson. 2004. Single-copy nuclear genes recover Cretaceous-age divergences in bees. **Systematic Biology** **55**: 309–326.

- Danforth, B. N.; C. P. Lin & J. Fang. 2005. How do insect nuclear ribosomal genes compare to protein-coding genes in phylogenetic utility and nucleotide substitution patterns? **Systematic Entomology** **30**: 549–562.
- Danforth, B. N.; J. Fang & S. Sipes. 2006a. Analysis of family-level relationships in bees (Hymenoptera: Apiformes) using 28S and two previously unexplored nuclear genes: CAD and RNA polymerase II. **Molecular Phylogenetics and Evolution** **39**: 358–372.
- Danforth, B. N.; S. Sipes; J. Fang & S. G. Brady. 2006b. The history of early bee diversification on five genes plus morphology. **Proceedings of the National Academy of Sciences** **103**: 15118–15123.
- Darveau, C. A.; P. W. Hochachka; K. C. Welch; D. W. Roubik & R. K. Suarez. 2005. Allometric scaling of flight energetics in Panamanian orchid bees: a comparative phylogenetic approach. **Journal of Experimental Biology** **208**: 3581–3591.
- de Queiroz, A.; M. J. Donoghue & J. Kim. 1995. Separate versus combined analysis of phylogenetic evidence. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics** **26**: 657–681.
- DeBry, R. W. & R. G. Olmstead. 2000. A simulation study of reduced tree-search effort in bootstrap resampling analysis. **Systematic Biology** **49**: 171–179.
- Dick, C. W.; D. W. Roubik; K. F. Gruber & E. Bermingham. 2004. Long-distance gene flow and cross-Andean dispersal of lowland rainforest bees (Apidae: Euglossini) revealed by comparative mitochondrial DNA phylogeography. **Molecular Ecology** **13**: 3775–3785.
- Dodson, C. H.; R. L. Dressler; H. G. Hills & N. H. Williams. 1969. Biologically active compounds in orchid fragrances. **Science** **164**: 1243–1249.
- Donoghue, M. J. & P. D. Cantino. 1984. The logic and limitations of the outgroup substitution approach to cladistic analysis. **Systematic Botany** **9**: 192–202.
- Dressler, R. L. 1978. An infrageneric classification of *Euglossa*, with notes on some features of special taxonomic importance. **Revista de Biología Tropical** **26**: 187–198.
- Dressler, R. L. 1982. Biology of the orchid bees (Euglossini). **Annual Review of Ecology and Systematics** **13**: 373–394.
- Edgar, R. C. 2004a. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. **Nucleic Acids Research** **32**: 1792–1797.
- Edgar, R. C. 2004b. MUSCLE: a multiple sequence alignment method with reduced time and space complexity. **BMC Bioinformatics** **5**: 113.
- Egan, M. G. 2006. Support versus corroboration. **Journal of Biomedical Informatics** **39**: 72–85.
- Eltz, T.; W. M. Whitten; D. W. Roubik & K. E. Linsenmair. 1999. Fragrance collection, storage, and accumulation by individual male orchid bees. **Journal of Chemical Ecology** **25**: 157–176.
- Eltz, T.; D. W. Roubik & W. M. Whitten. 2003. Fragrances, male display and mating behavior of *Euglossa hemichlora* – a flight cage experiment. **Physiological Entomology** **28**: 251–260.
- Emery, C. 1909. Über den Ursprung der dullotischen, parasitischen and myrmikophilen Ameisen. **Biologisches Centralblatt** **29**: 352–362.
- Engel, M. S. 1999. The first fossil *Euglossa* and phylogeny of the orchid bees (Hymenoptera: Apidae,

- Euglossini). **American Museum Novitates** 3272: 1–14.
- Engel, M. S. 2001. Monophyly and extensive extinction of advanced eusocial bees: insights from an unexpected eocene diversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 98: 1661–1664.
- Erixon, P.; B. Svennblad; T. Britton & B. Oxelman. 2003. Reliability of Bayesian Posterior Probabilities and Bootstrap Frequencies in Phylogenetics. **Systematic Biology** 52: 665–673.
- Faith, D. P. & P. S. Cranston. 1991. Could a cladogram this short have arisen by chance alone? On permutation tests for cladistic structure. **Cladistics** 7: 1–28.
- Faria Jr., L. R. R. & G. A. R. Melo. 2007. Species of *Euglossa* (*Glossura*) in the Brazilian Atlantic forest, with taxonomic notes on *Euglossa stellfeldi* Moure (Hymenoptera, Apidae, Euglossina). **Revista Brasileira de Entomologia** 51: 275–283.
- Faria Jr., L. R. R.; J. N. Bendini & L. M. R. C. Barreto. 2008. Eficiência polinizadora de *Apis mellifera* L. e polinização entomófila em pimentão 'Cascadura Ikeda'. **Bragantia** 67: 261–266.
- Farris, J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis, p. 7–36. *In*: N. I. Platnick & V. A. Funk (eds.). **Advances in Cladistics**, vol. 2. New York, Columbia University Press.
- Farris, J. S.; M. Källersjö; A. G. Kluge & C. Bult. 1994. Testing significance of incongruence. **Cladistics** 10: 315–319.
- Foitzik, S; B. Fischer & J. Heinze. 2003. Arms races between social parasites and their hosts: geographic patterns of manipulation and resistance. **Behavioral Ecology** 14: 80–88.
- Forey, P. L. & I. J. Kitching. 2000. Experiments in coding multistate characters, p. 54–80. *In*: R. Scotland & T. Pennington (eds.). **Homology and systematics: coding characters for phylogenetic analysis**. London, Taylor & Francis.
- Free, J. B. 1993. **Insect pollination of crops**. London, Academic Press.
- Garófalo, C. A. & J. G. Rozen. 2001. Parasitic behavior of *Exaerete smaragdina* with descriptions of its immature oocyte and larval instars (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). **American Museum Novitates** 3349: 1–26.
- Gelman, A. & D. B. Rubin. 1992. Inference from iterative simulation using multiple sequences. **Statistical Science** 7: 457–472.
- Goloboff, P. 1997. **Pee-Wee ver. 3.0**. Published by the author. Tucumán, Argentina.
- Goloboff, P. 1999. **Nona (No Name) ver. 2.0**. Published by the author. Tucumán, Argentina.
- Grant, T. & A. G. Kluge. 2003. Data exploration in phylogenetic inference: Scientific, heuristic, or neither. **Cladistics** 19: 379–418.
- Greenwood, A. D.; J. Castresana; G. Feldmaier-Fuchs & S. Pääbo. 2001. A molecular phylogeny of two extinct sloths. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 18: 94–103.
- Hall, T. A. 1997–2007. **BioEdit 5.0.9. Biological sequence alignment editor for Windows 95/98/NT**. North Carolina State University, Department of Microbiology.  
<http://www.mbio.ncsu.edu/BioEdit/bioedit.html>

- Hawkins, J. A.; C. E. Hughes & R. W. Scotland. 1997. Primary homology assessment, characters and character states. **Cladistics** **13**:275–283.
- Heard, T. A. 1999. The role of stingless bees in crop pollination. **Annual Review of Entomology** **44**: 183–206.
- Hillis, D. M. & J. J. Bull. 1993. An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence on phylogenetic analysis. **Systematic Biology** **42**: 182–192.
- Hillis, D. M.; J. P. Huelsenbeck; C. W. Cunningham. 1994. Application and accuracy of molecular phylogenies. **Science** **264**: 671–677.
- Hinojosa-Diaz, I. A. & M. S. Engel. 2007. A new fossil orchid bee in colombian copal (Hymenoptera: Apidae). **American Museum Novitates** **3589**: 1–7.
- Holmes, S. 2003. Bootstrapping phylogenetic trees: theory and methods. **Statistical Science** **18**: 241–255.
- Huelsenbeck, J. P. & F. Ronquist. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogeny. **Bioinformatics** **17**: 754–755.
- Huelsenbeck, J. P.; J. J. Bull & C. W. Cunningham. 1996. Combining data in phylogenetic analysis. **Trends in Ecology and Evolution** **11**: 152–158.
- Huelsenbeck, J. P.; F. Ronquist; R. Nielsen & J. P. Bollback. 2001. Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology. **Science** **294**: 2310–2314.
- Huelsenbeck, J. P. & B. Ranalla. 2004. Properties of bayesian posterior probabilities of phylogenetic trees under simple and complex substitution models. **Systematic Biology** **53**: 904–913.
- Huelsenbeck, J. P. & F. Ronquist. 2005. Bayesian analysis of molecular evolution using MrBayes. p. 1–53. *In*: R. Nielsen, R. (ed.). **Statistical Methods in Molecular Evolution**. New York, Springer.
- Kamke, R.; A. Zillikens; S. Heinle & J. Steiner. 2008. Natural enemies and life cycle of the orchid bee *Eufriesea smaragdina* (Hymenoptera: Apidae) reared from trap nests. **Journal of the Kansas Entomological Society** **81**: 101–109.
- Kass, R. E. & A. E. Raftery. 1995. Bayes factors. **Journal of the American Statistical Association** **90**: 773–795.
- Kawakita, A.; T. Sota; J. S. Ascher; M. Ito; H. Tanaka & M. Kato. 2003. Evolution and phylogenetic utility of alignment gaps within intron sequences of three nuclear genes in bumble bees (*Bombus*). **Molecular Biology and Evolution** **20**: 87–92.
- Kawakita A.; J. S. Ascher; T. Sota; M. Kato & D. W. Roubik. 2008. Phylogentic analysis of the corbiculate bee tribes based on 12 nuclear protein-coding genes (Hymenoptera: Apoidea: Apidae). **Apidologie** **39**: 163–175.
- Kimsey, L. S. 1979. Synonymy of the genus *Euplusia* Moure under *Eufriesea* Cockerell (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). **The Pan-Pacific Entomologist** **55**:126.
- Kimsey, L. S. 1982. Systematics of bees of the genus *Eufriesea* (Hymenoptera: Apidae). **University of California Publications in Entomology** **95**: 1–125.
- Kimsey, L. S. 1984. A re-evaluation of the phylogenetic relationships in the Apidae (Hymenoptera).

**Systematic Entomology 9:** 435–441.

- Kimsey, L. S. 1987. Generic relationships within the Euglossini (Hymenoptera: Apidae). **Systematic Entomology 12:** 63–72.
- Kitching, I. J.; P. L. Forey; C. J. Humphries & D. M. Williams. 1998. **Cladistics, The Theory and Practice of Parsimony Analysis**. 2 ed. Oxford, Oxford University Press.
- Klein, A.; B. E. Vaissière; J. H. Cane; I. Steffan-Dewenter; S. A. Cunningham; C. Kremen & T. Tscharnke. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. **Proceedings of the Royal Society of London B 274:** 303–313.
- Kluge, A. G. 1997. Testability and the refutation and corroboration of cladistic hypotheses. **Cladistics 13:** 81–96.
- Koulianos, S. & H. P. Schmid-Hempel. 2000. Phylogenetic relationships among bumble bees (*Bombus*, Latreille) inferred from mitochondrial cytochrome *b* and cytochrome oxidase I sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution 14:** 335–341.
- Koulianos, S.; R. Schmid-Hempel; D. W. Roubik & P. Schmid-Hempel. 1999. Phylogenetic relationships within the corbiculate Apinae (Hymenoptera) and the evolution of eusociality. **Journal of Evolutionary Biology 12:** 380–384.
- Kremen, C.; N. M. Williams; R. L. Bugg; J. P. Fay; R. W. Thorp. 2004. The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. **Ecology Letters 7:** 1109–1119.
- Lewis, P. O. 2001. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. **Systematic Biology 50:** 913–925.
- Leys, R.; S.J. B. Cooper; M. P. Schwarz. 2000. Molecular phylogeny of the large carpenter bees, genus *Xylocopa* (Hymenoptera: Apidae), based on mitochondrial DNA sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution 17:** 407–418.
- Lin, C. P. & B. N. Danforth. 2004. How do insect nuclear and mitochondrial gene substitution patterns differ? Insights from Bayesian analysis of combined datasets. **Molecular Phylogenetics and Evolution 30:** 686–702.
- Lockhart, P. J. & S. A. Cameron. 2001. Trees for bees. **Trends in Ecology and Evolution 16:** 84–88.
- Lowe, R. M. & R. H. Crozier. 1997. The phylogeny of bees of the socially parasitic *Australina* genus *Inquilina* and their *Exoneura* hosts (Hymenoptera, Anthophoridae). **Insectes Sociaux 44:** 409–414.
- Lowe, R. M.; S. A. Ward & R. H. Crozier. 2002. The evolution of parasites from their hosts: intra- and interspecific parasitism and Emery's rule. **Proceedings of the Royal Society of London B 269:** 1301–1305.
- Lyons-Weiler, J.; G. A. Hoelzer; R. J. Tausch. 1998. Optimal outgroup analysis. **Biological Journal of the Linnean Society 64:** 493–511.
- Maddison, W. P.; M. J. Donoghue & D. R. Maddison. 1984. Outgroup analysis and parsimony. **Systematic Zoology 33:** 83–103.
- Melo G. A. R. 1999. Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea

- (Hymenoptera), with emphasis on the Crabronid wasps. **Scientific Papers of the Natural History Museum, The University of Kansas** **14**: 1–55.
- Melo, G. A. R. & R. B. Gonçalves. 2005. Higher-level bee classifications. **Revista Brasileira de Zoologia** **22**: 153–159.
- Melo, G. A. R.; L. R. R. Faria Jr.; P. Marchi & C. J. B. de Carvalho. 2008. Small orchid bees are not safe: parasitism of two species of *Euglossa* (Hymenoptera: Apidae: Euglossina) by conopid flies (Diptera: Conopidae). **Revista Brasileira de Zoologia** **25**: 573–575.
- Michel-Salzat, A.; S. A. Cameron; M. L. Oliveira. 2004. Phylogeny of the orchid bees (Hymenoptera: Apinae: Euglossini): DNA and morphology yield equivalent patterns. **Molecular Phylogenetics and Evolution** **32**: 309–323.
- Michener, C. D. 1944. Comparative external morphology, phylogeny, and a classification of the bees. **Bulletin of the American Museum of Natural History** **82**: 151–326.
- Michener, C. D. 2000. **The bees of the world**. Baltimore, John Hopkins University Press.
- Michener, C. D.; M. L. Winston & R. Jander. 1978. Pollen manipulation and related activities and structures in bees of the family Apidae. **The University of Kansas Science Bulletin** **51**: 575–601.
- Milinkovitch, M. C. & J. Lyons-Weiler. 1998. Finding optimal ingroup topologies and convexities when the choice of outgroups is not obvious. **Molecular Phylogenetics and Evolution** **9**: 348–357.
- Minckley, R.L. & S. G. Reyes. 1996. Capture of the Orchid Bee *Eulaema polychroma* (Friese) (Apidae: Euglossini) in Arizona, with notes on northern distributions of other Mesoamerican bees. **Journal of the Kansas Entomological Society** **69**: 102–104.
- Mooers, A. Ø. & E. C. Holmes. 2000. The evolution of base composition and phylogenetic inference. **Trends in Ecology and Evolution** **15**: 356–365.
- Moure, J. S. 1946. Notas sobre as mamangabas. **Boletim Agrícola** **4**: 21–50.
- Moure, J. S. 1950. Contribuição para o conhecimento do gênero *Eulaema* Lepeletier. **Dusenía** **1**: 191–200.
- Moure, J. S. 1964. A key to the parasitic euglossine bees and a new species of *Exaerete* from Mexico (Hymenoptera-Apoidea). **Revista de Biología Tropical** **12**: 15–18.
- Moure, J. S. ; G. A. R. Melo & L. R. R. Faria Jr. 2007. Tribe Euglossini, p. 214–255. In: J. S. Moure; D. Urban & G. A. R. Melo (Org.). **Catalogue of bees (Hymenoptera, Apoidea) in the neotropical region**. Curitiba, Sociedade Brasileira de Entomologia.
- Myers, J. G. 1935. Ethological observations on the citrus bee, *Trigona silvestrina* Vachal, and other neotropical bees (Hym., Apoidea). **Transactions of the Royal Entomological Society** **83**: 131–142.
- Naylor, G. P. J. & D. C. Adams. 2003. Total evidence versus relevant evidence: a response to O'Leary et al. (2003). **Systematic Biology** **52**: 864–865.
- Nemésio, A. & F. S. Silveira. 2006. Deriving ecological relationships from geographical correlations between host and parasitic species: an example with orchid bees. **Journal of Biogeography** **33**: 91–97.
- Neves, E.L. & B. F. Viana. 1997. Inventário da fauna de Euglossinae (Hymenoptera: Apidae) do baixo sul da Bahia, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** **14**: 831–837.

- Nixon, K. C. 1999-2002. **Winclada ver. 1.0**. Published by the author. Ithaca, New York, USA.
- Nixon, K. C. & J. Davis. 1991. Polymorphic taxa, missing values and cladistic analysis. **Cladistics** **7**: 233–241.
- Nixon, K. C. & J. M. Carpenter. 1996. On simultaneous analysis. **Cladistics** **12**: 221–241.
- Noll, F. B. 2002. Behavioral phylogeny of corbiculate Apidae (Hymenoptera: Apinae), with special reference to social behavior. **Cladistics** **18**: 137–153.
- Novacek, M. J. 1992. Fossils as critical data for phylogeny. p. 46–88 *In*: M. J. Novacek & Q. D. Wheeler. **Extinction and phylogeny**. New York: Columbia University Press.
- Nuin, P. A. S.; Z. Wang & E. R. M. Tillier. 2006. The accuracy of several multiple sequence alignment programs for proteins. **BMC Bioinformatics** **7**: 471.
- Nylander, J. A. A.; F. Ronquist; J. P. Huelsenbeck & J. L. Nieves-Aldrey. 2004. Bayesian phylogenetic analysis of combined data. **Systematic Biology** **53**: 47–67.
- O'Leary, M.A.; J. Gatesy & M. J. Novacek. 2003. Are the dental data really at odds with the molecular data? Morphological evidence for whale phylogeny (re)reexamined. **Systematic Biology** **52**: 853–864.
- Oliveira, M. L. 2006. Nova hipótese de relacionamento filogenético entre os gêneros de Euglossini e entre as espécies de *Eulaema* Lepeletier, 1841 (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). **Acta Amazônica** **36**: 273–286.
- Ospina-Torres, R. 1998. Revisión de la morfología genital masculina de *Eulaema* (Hymenoptera; Apidae). **Revista de Biología Tropical** **46**: 749–762.
- Page, R. 2001. TreeView ver. 1.6.6. Published by the author. Glasgow, United Kingdom.
- Pearson, D.L. & R. L. Dressler. 1985. Two-year study of male orchid bee (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) attraction to chemical baits in lowland south-eastern Perú. **Journal of Tropical Ecology** **1**: 37–54.
- Pech, M. E. C.; W. J. May-Itzá; L. A. M. Medina & J. J. Quezada-Euán. 2008. Sociality in *Euglossa* (*Euglossa*) *viridissima* Friese (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). **Insectes Sociaux** **55**: 428–433.
- Peruquetti, R.C. 2002. Dimorfismo sexual em machos de *Euglossa mandibularis* Friese (Apidae, Euglossina). **Revista Brasileira de Zoologia** **19**: 1223–1226.
- Philippe, H.; E. A. Snell; E. Baptiste; P. Lopez; P. W. H. Holland & D. Casane. 2004. Phylogenomics of Eukaryotes: Impact of Missing Data on Large Alignments. **Molecular Biology and Evolution** **21**: 1740–1752.
- Platnick, N. H.; C. E. Griswold & J. A. Coddington. 1991. On missing entries in cladistic analysis. **Cladistics** **7**: 337–343.
- Poinar, G. 1998. *Paleoeuglossa melissiflora* gen. n., sp. n. (Euglossinae: Apidae), fossil orchid bees in Dominican amber. **Journal of the Kansas Entomological Society** **71**: 29–34.
- Posada, D. & K. A. Crandall. 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. **Bioinformatics** **14**: 817–818.
- Posada, D. 2008. jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. **Molecular Biology and Evolution** **25**: 1253–1256.

- Posada, D. & K. A. Crandall. 2001. Selecting the best-fit model of nucleotide substitution. **Systematic Biology** **50**: 580–601.
- Posada, D. & T. R. Buckley. 2004. Model selection and model averaging in phylogenetics: advantages of Akaike information criterion and Bayesian approaches over likelihood ratio tests. **Systematic Biology** **53**: 793–808.
- Praz, C. J.; A. Müller; B. N. Danforth; T. L. Griswold; A. Widmer & S. Dorn. Phylogeny and biogeography of bees of the tribe Osmiini (Hymenoptera: Megachilidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution** **49**: 185–197.
- Ramírez, S.; R. L. Dressler & M. Ospina. 2002. Euglossine bees (Hymenoptera: Apidae) from the Neotropical Region: A species checklist with notes on their biology. **Biota Colombiana** **3**: 7–118.
- Rebêlo, J. M. M. & C. A. Garófalo. 1991. Diversidade e sazonalidade de machos de Euglossini (Hymenoptera, Apidae) e preferências por iscas-odores em um fragmento de floresta no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Biologia** **51**: 787–799.
- Reed, R. D. & F. A. H. Sperling. 1999. Interaction of process partitions in phylogenetic analysis: An example from the swallowtail butter ♂ y genus *Papilio*. **Molecular Biology and Evolution** **16**: 286–297.
- Rieppel, O. 2005. The philosophy of total evidence and its relevance for phylogenetic inference. **Papéis Avulsos de Zoologia** **45**: 77–89.
- Roig-Alsina, A. & C. D. Michener. 1993. Studies of the phylogeny and classification of long-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). **University of Kansas Science Bulletin** **55**: 357–392.
- Ronquist, F. 1994. Evolution of parasitism among closely related species: phylogenetic relationships and the origin of inquilinism in gall wasps (Hymenoptera, Cynipidae). **Evolution** **48**: 241–266.
- Ronquist, F. and J. P. Huelsenbeck. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. **Bioinformatics** **19**: 1572–1574.
- Roubik, D. W. & P. E. Hanson. 2004. **Orchid bees of Tropical America. Biology and field guide**. San José, INBio.
- Rozen, J. G. 1991. Evolution of cleptoparasitisms in Anthophorid bees as revealed by their mode of parasitism and and first instars (Hymenoptera: Apoidea). **American Museum Novitates** **3029**: 1–36.
- Rozen, J. G. 2000. Systematic and geographic distribution of neotropical cleptoparasitic bees, with notes on their modes of parasitism. p. 204–210. *In*: **Anais do IV Encontro sobre abelhas**. Ribeirão Preto, FFCLRP.
- Rozen, J. G. & S. M. Kamel. 2008. Hospicidal behavior of the cleptoparasitic bee *Coelioxys* (*Allocoelioxys*) *coturnix*, including descriptions of its larval instars (Hymenoptera: Megachilidae). **American Museum Novitates** **3636**: 1–15.
- Santos, M. L. & C. A. Garófalo. 1994. Nesting biology and nest re-use of *Eulaema nigrita* (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). **Insectes Sociaux** **41**: 99–110.
- Schaefer, H. & S. S. Renner. 2008. A phylogeny of the oil bee tribe Ctenoplectrini (Hymenoptera: Anthophila) based on mitochondrial and nuclear data: evidence for early Eocene divergence and repeated out-of-Africa dispersal. **Molecular Phylogenetics and Evolution** **47**: 799–811.



- Schultz, T. R.; M. S. Engel & M. Prentice. 1999. Resolving conflict between morphological and molecular evidence for the origin of eusociality in the “corbiculate” bees (Hymenoptera: Apidae): a hypothesis-testing approach. **University of Kansas Natural History Museum Special Publications 24**: 125–138.
- Schwarz, M. P.; N. J. Bull & S. J. B. Cooper. 2003. Molecular phylogenetics of allodapine bees, with implications for the evolution of sociality and progressive rearing. **Systematic Biology 52**: 1–14.
- Scotland, R.W.; R. G. Olmstead; J. R. Bennett. 2003. Phylogenetic reconstruction: the role of morphology. **Systematic Biology 52**: 539–548.
- Silveira, F. A.; G. A. R. Melo & E. A. B. Almeida. 2002. **Abelhas Brasileiras: Sistemática e Identificação**. Belo Horizonte, Edição do autor.
- Skov, C. & J. Wiley. 2005. Establishment of the neotropical orchid bee *Euglossa viridissima* (Hymenoptera: Apidae) in Florida. **Florida Entomologist 88**: 225–227.
- Slowinski, J. B. & B. I. Crother. 1998. Is the PTP test useful? **Cladistics 14**: 297–302.
- Smith, J. A.; S. M. Tierney; Y. C. Park; S. Fuller; M. P. Schwarz. 2007. Origins of social parasitism: the importance of divergence ages in phylogenetic studies. **Molecular Phylogenetics and Evolution 43**: 1131–1137.
- Starr, C. K. 1979. The origin and evolution of sociality: a review of modern theory. p. 35–79. *In*: H. R. Hermann. (ed.). **Social Insects**. New York, Academic Press.
- StatSoft. 1995. **Statistica for Windows**. Tulsa, USA.
- Steel, M. 2005. Should phylogenetics be trying to “fit an elephant”? **Trends in Genetics 21**: 307–309.
- Steffan-Dewenter, I. & T. Tscharnkte. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. **Oecologia 121**: 1432–1439.
- Straka, J. & P. Bogusch. 2007. Phylogeny of the bees of the family Apidae based on larval characters with focus on the origin of cleptoparasitism (Hymenoptera: Apiformes). **Systematic Entomology 32**: 700–711.
- Sullivan, J. 1996. Combining data with different distributions of among-site rate variation. **Systematic Biology 45**: 375–380.
- Sullivan, J.; D. L. Swofford & G. J. P. Naylor. 1999. The effect of taxon sampling on estimating rate heterogeneity parameters of maximum-likelihood models. **Molecular Biology and Evolution 16**: 1347–1356.
- Swofford, D. L. 2002. **PAUP\*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\*and other methods). v.4.0b10**. Sinauer Associates, Sunderland.
- Swofford, D. L.; G. J. Olsen; P. J. Waddell & D. M. Hillis. 1996. Phylogenetic Inference, p. 407–514. *In*: D. M. Hillis; C. Moritz & B. K. Mable (eds.). **Molecular Systematics**. Sinauer Associates, Sunderland.
- Talavera, G., & J. Castresana. 2007. Improvement of phylogenies after removing divergent and ambiguously aligned blocks from protein sequence alignments. **Systematic Biology 56**: 564–577.
- Wcislo, W. T. 1987. The roles of seasonality, host synchrony, and behaviour in the evolution and distribution of nest parasites in Hymenoptera (Insecta), with special reference to bees (Apoidea). **Biological Review**

- Whitfield, J. B. & K. M. Kjer. 2008. Ancient rapid radiations of insects: challenges for phylogenetic analysis. **Annual Review of Entomology** **53**: 449–472.
- Wiens, J. J. 1998. Does adding characters with missing data increase or decrease phylogenetic accuracy? **Systematic Biology** **47**: 625–640.
- Wiens, J. J. 2006. Missing data and the design of phylogenetic analysis. **Journal of Biomedical Informatics** **39**: 34–42.
- Wiens, J. J. & T. W. Reeder. 1995. Combining data sets with different numbers of taxa for phylogenetic analysis. **Systematic Biology** **44**: 548–558.
- Wilcox, T. P.; D. J. Zwickl; T. A. Heath & D. Willis. 2002. Phylogenetic relationships of the dwarf boas and a comparison of bayesian and bootstrap measures of phylogenetic support. **Molecular Phylogenetics and Evolution** **25**: 361–371.
- Wilgenbusch, J. C.; D. L. Warren & D. L. Swofford. 2004. **AWTY: A system for graphical exploration of MCMC convergence in Bayesian phylogenetic inference**. Published by the authors. <http://ceb.csit.fsu.edu/awty>.
- Wilkinson, M. & M. J. Benton. 1995. Missing data and rhynchosaur phylogeny. **Historical Biology** **10**: 137–150.
- Williams, N. H. 1982. The biology of orchids and Euglossine bees, p. 120–171. *In*: J. Arditti (ed.). **Orchid Biology: reviews and perspectives**. Ithaca, Cornell University Press.
- Wilson, E. O. 1971. **The insects societies**. Cambridge, Harvard Bellknap.
- Wittmann, D.; M. Hoffmann & E. Scholz. 1988. Southern distributional limits of euglossine bees in Brazil linked to habitats of the Atlantic and Subtropical Rain Forest (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). **Entomologia Generalis** **14**: 53–60.
- Wong, K. M.; M. A. Suchard & J. P. Huelsenbeck. 2008. Alignment uncertainty and genomic analysis. **Science** **319**: 473–476.
- Wuellner, C. T. 1999. Alternative reproductive strategies of a gregarious ground-nesting bee, *Dieunomia triangulifera* (Hymenoptera: Apidae). **Journal of Insect Behavior** **12**: 845–863.
- Xia, X. & Z. Xie. 2001. DAMBE: Data analysis in molecular biology and evolution. **Journal of Heredity** **92**: 371–373.
- Zucchi, R.; B. L. de Oliveira & J. M. F. Camargo. 1969a. Notas bionômicas sobre *Euglossa* (*Glossura*) *intersecta* Latreille 1838 e descrição de suas larvas e pupa (Euglossini, Apidae). **Boletim Universidade Federal do Paraná (Zoologia)** **9**: 203–224.
- Zucchi, R.; S. F. Sakagami & J. M. F. Camargo. 1969b. Biological observations on a neotropical parasocial bee *Eulaema nigrita*, with a review on the biology of Euglossinae (Hymenoptera: Apoidea). A comparative study. **Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Ser. Zoology** **17**: 271–380. Zucchi, R.; B. L. de Oliveira & J. M. F. Camargo. 1969a. Notas bionômicas sobre *Euglossa* (*Glossura*) *intersecta* Latreille 1838 e descrição de suas larvas e pupa (Euglossini, Apidae). **Boletim Universidade Federal do Paraná (Zoologia)** **9**: 203–224.

Zucchi, R.; S. F. Sakagami & J. M. F. Camargo. 1969b. Biological observations on a neotropical parasocial bee *Eulaema nigrita*, with a review on the biology of Euglossinae (Hymenoptera: Apoidea). A comparative study. **Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Ser. Zoology** **17**: 271–380.

Zwickl, D. 2006. **Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion**. PhD Thesis. Austin, University of Texas at Austin.

Tabela 1. Espécies incluídas nas análises filogenéticas envolvendo dados moleculares e respectivos números de acesso das sequências no GenBank.

Tribo	Subtribo	Gênero	Espécie	Partição				
				16S	COI	CytB	Efla	LwRh
Centridini		<i>Centris</i> Fabricius	<i>Centris cockerelli</i> Fox, 1899				AY267148	AY267164
			<i>Centris inermis</i> Friese, 1899	AF181583		AF181612		
			<i>Centris tarsata</i> Smith, 1874		DQ225331			
Apini	Apina	<i>Apis</i> Linnaeus	<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758	AF250955	AJ581105		AF015267	AF091732
			<i>Apis dorsata</i> Fabricius, 1793	AF153098	AJ581104		AY208277	AF091733
	Bombina	<i>Bombus</i> Latreille	<i>Bombus pascuorum</i> (Scopoli, 1763)			EU122104		
			<i>Bombus terrestris</i> (Linnaeus, 1758)	AF181582	L25673		AJ582380	AF091722
	Meliponina	<i>Melipona</i> Illiger	<i>Melipona bicolor</i> Lepeletier, 1836	AF466146	AF370439			
			<i>Melipona compressipes</i> (Fabricius, 1804)	AF181589				
			<i>Melipona quadrifasciata</i> Lepeletier, 1836			EF529490		
			<i>Melipona</i> sp.					AF344067
		<i>Trigona</i> Jurine	<i>Trigona hypogea</i> Silvestri, 1902			AF181617		
	Euglossina	<i>Aglae</i> Lepeletier & Serville	<i>Aglae caerulea</i> Lepeletier & Serville, 1825	AJ581103	AJ582627		AJ582383	AJ581739
		<i>Eufriesea</i> Cockerell	<i>Eufriesea caerulea</i> (Lepeletier, 1841)	L22904		AF181613		AF091725
			<i>Eufriesea chrysopyga</i> (Mócsary, 1898)			AY916090		
			<i>Eufriesea flaviventris</i> (Friese, 1899)	AJ581090	AJ581109		AJ582376	AJ581735
			<i>Eufriesea ornata</i> (Mócsary, 1896)			AY916093		
			<i>Eufriesea rufocauda</i> (Kimsey, 1977)			AY916091		
			<i>Eufriesea schmidtiana</i> (Friese, 1925)			AY916094		
			<i>Eufriesea venusta</i> (Moure, 1965)			AY916092		
			<i>Eufriesea xantha</i> (Kimsey, 1977)	AJ581091	AJ581110		AJ582382	AJ581736
		<i>Eulaema</i> Lepeletier	<i>Eulaema (Apeulaema) cingulata</i> (Fabricius, 1804)	AJ581098	AJ581117	AY916096		AJ581728
			<i>Eulaema (Apeulaema) mocsaryi</i> (Friese, 1899)	AJ581099				AJ581729
			<i>Eulaema (Apeulaema) nigrita</i> Lepeletier, 1841	AJ581097	AJ581116	AY916095	AJ582369	AJ581732
			<i>Eulaema (Apeulaema) polychroma</i> (Mócsary, 1899)	AJ581094	AJ581113			AJ581730
			<i>Eulaema (Eulaema) bombiformis</i> (Packard, 1869)	AJ581100	AJ582624		AJ582368	
			<i>Eulaema (Eulaema) meriana</i> (Olivier, 1789)	AJ581095	AJ581114	AF181614	AJ582370	AJ581731
			<i>Eulaema (Eulaema) peruviana</i> (Friese, 1903)	AJ581092	AJ581111			AJ581734
			<i>Eulaema (Eulaema) polyzona</i> (Mócsary, 1897)	AJ581093	AJ581112		AJ582371	AJ581733
			<i>Eulaema (Eulaema) speciosa</i> (Mócsary, 1897)	AJ581096	AJ581115	AY916097	AJ582372	AJ581727

Tabela 1 (continuação). Espécies incluídas nas análises filogenéticas envolvendo dados moleculares e respectivos números de acesso das sequências no GenBank.

Tribo	Subtribo	Gênero	Espécie	Partição				
				16S	COI	CytB	Efla	LwRh
Apini	Euglossina	<i>Euglossa</i> Latreille	<i>Euglossa (Euglossa) analis</i> Westwood, 1840			AY916103		
			<i>Euglossa (Euglossa) bidentata</i> Dressler, 1982	AJ581088				AJ581742
			<i>Euglossa (Euglossa) championi</i> Cheesman, 1929	AJ581089			AJ582375	AJ581740
			<i>Euglossa (Euglossa) cognata</i> Moure, 1970			AY916104		
			<i>Euglossa (Euglossa) cybelia</i> Moure, 1968			AY916110		
			<i>Euglossa (Euglossa) despecta</i> Moure, 1968			AY916108		
			<i>Euglossa (Euglossa) dissimula</i> Dressler, 1978			AY916100		
			<i>Euglossa (Euglossa) dressleri</i> Moure, 1968			AY916109		
			<i>Euglossa (Euglossa) hansonii</i> Moure, 1965			AY916101		
			<i>Euglossa (Euglossa) heterosticta</i> Moure, 1968			AY916102		
			<i>Euglossa (Euglossa) maculilabris</i> Moure, 1968			AY916111		
			<i>Euglossa (Euglossa) mixta</i> Friese, 1899			AY916106		
			<i>Euglossa (Euglossa) tridentata</i> Moure, 1970			AY916105		
			<i>Euglossa (Euglossella) decorata</i> Smith, 1874			AY916112		
			<i>Euglossa (Glossura) allosticta</i> Moure, 1969			AY916119		
			<i>Euglossa (Glossura) asarophora</i> Moure & Sakagami, 1969			AY916118		
			<i>Euglossa (Glossura) chalybeata</i> Friese, 1925			AY916115		
			<i>Euglossa (Glossura) flammea</i> Moure, 1969			AY916116		
			<i>Euglossa (Glossura) ignita</i> Smith, 1874			AY916114		
			<i>Euglossa (Glossura) imperialis</i> Cockerell, 1922	AF181584/ AJ581085	AJ581106	AY916117/ AF002730	AY267144	AF091720
			<i>Euglossa (Glossurella) bursigera</i> Moure, 1970			AY916113		
			<i>Euglossa (Glossurella) crassipunctata</i> Moure, 1968			AY916120		
			<i>Euglossa (Glossurella) dodsoni</i> Moure, 1965			AY916121		
			<i>Euglossa (Glossurella) gorgonensis</i> Cheesman, 1929			AY916122		
			<i>Euglossa (Glossurella) sapphirina</i> Moure, 1968					
			<i>Euglossa (Glossuropoda) intersecta</i> Latreille, 1838	AJ581086/ AJ581087	AJ581107/AJ581108		AJ582377/ AJ582373	AJ581741
		<i>Exaerete</i> Hoffmannsegg	<i>Exaerete frontalis</i> (Guérin, 1844)			AY916098		AF091718
			<i>Exaerete smaragdina</i> (Guérin, 1844)	AJ581101	AJ582625	AY916099	AY581291	AJ581738
			<i>Exaerete</i> sp.	AJ581102	AJ582626		AJ582378	AJ581737

Tabela 2. Características das partições utilizadas nas análises moleculares: frequência de bases, valores do parâmetro alfa e modelo selecionado para cada uma delas.

	A (%)	C (%)	G (%)	T (%)	alfa	Modelo
16S	0,41364	0,10328	0,11198	0,37108	0,81701 (0,663-1,000)	GTR+G
COI	0,32796	0,12950	0,12964	0,41289	0,46333 (0,388-0,550)	GTR+G
CytB	0,34734	0,09760	0,09758	0,45747	0,65858 (0,485-0,919)	GTR+I+G
EF1a	0,28690	0,19113	0,20843	0,31352	0,40068 (0,287-0,552)	HKY+G
LwRh	0,26828	0,21181	0,19858	0,32132	0,46213 (0,374-0,571)	HKY+G

Tabela 3. Resumo das 31 análises de inferência bayesiana. (x): monofilia do agrupamento presente. Ag: *Aglae*; Ef: *Eufriesea*; Eg: *Euglossa*; El: *Eulaema*; Ex: *Exaerete*. Entre parênteses o número de vezes em que a monofilia em questão foi corroborada na análises envolvendo um, dois, três, quatro e cinco genes; (5,10,10,5,1) indicaria o maior número de vezes em que um agrupamento poderia ser encontrado.

Inferência Bayesiana																																	
Clado	Um gene					Dois genes					Três genes										Quatro genes					Cinco genes	Total						
	16S	COI	CytB	Ef1a	LwRh	16S+COI	16S+CytB	16S+Ef1a	16S+LwRh	COI+CytB	COI+Ef1a	COI+LwRh	CytB+Ef1a	CytB+LwRh	Ef1a+LwRh	16S+COI+CytB	16S+COI+Ef1a	16S+COI+LwRh	16S+Ef1a+CytB	16S+Ef1a+LwRh	16S+LwRh+CytB	COI+Ef1a+CytB	COI+Ef1a+LwRh	COI+LwRh+CytB	Ef1a+LwRh+CytB			COI+CytB+Ef1a+LwRh	16S+CytB+Ef1a+LwRh	16S+COI+Ef1a+LwRh	16S+COI+CytB+LwRh	16S+COI+CytB+Ef1a	
Euglossina	x	x	x	x		x	x	x	x			x	x		x		x	x	x	x			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	24 (4,7,7,5,1)
Eufriesea	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x		x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	28 (5,8,9,5,1)
Euglossa	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	31 (5,10,10,5,1)
Eulaema	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	31 (5,10,10,5,1)
Exaerete	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	29 (4,9,10,5,1)
(Ag El)																																	0
(Ag Ex)								x			x		x				x		x			x									x		7 (0,3,3,1,0)
(Ex Eg)						x																											1 (0,1,0,0,0)
(Ex Ef)					x																												1 (1,0,0,0,0)
(Eg Ef)																																	0
(Ex El)																																	0
(Ef El)			x				x		x			x		x	x		x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	20 (1,5,8,5,1)
(Ag El Ex)																																	0
(Eg El Ef)								x	x			x					x	x		x			x				x		x	x		x	12 (0,4,4,3,1)
(Ex El Ef)			x		x		x							x							x					x							7 (2,2,2,1,0)
(Ag El Ef)																																	0
(Ex Eg Ef)		x				x																											2 (1,1,0,0,0)
(Ag Ex Eg)											x																						1 (0,1,0,0,0)
(Ag Ex El Ef)							x												x												x		3 (0,1,1,1,0)
(Ex Eg El Ef)		x				x			x			x			x					x			x	x	x	x	x	x		x		15 (1,4,5,4,1)	
(Ag Ex Ef Eg)											x																						1 (0,1,0,0,0)
(Ex El Ef El)			x		x									x								x											4 (2,1,1,0,0)

Tabela 4. Resumo das 31 análises de máxima verossimilhança. (x): monofilia do agrupamento presente. Ag: *Aglae*; Ef: *Eufriesea*; Eg: *Euglossa*; El: *Eulaema*; Ex: *Exaerete*. Entre parênteses o número de vezes em que a monofilia em questão foi corroborada na análises envolvendo um, dois, três, quatro e cinco genes; (5,10,10,5,1) indicaria o maior número de vezes em que um agrupamento poderia ser encontrado.

Clado	Cinco genes																										Total						
	16S	COI	CytB	Ef1a	LwRh	16S+COI	16S+CytB	16S+Ef1a	16S+LwRh	COI+CytB	COI+Ef1a	COI+LwRh	CytB+Ef1a	CytB+LwRh	Ef1a+LwRh	16S+COI+CytB	16S+COI+Ef1a	16S+COI+LwRh	16S+Ef1a+CytB	16S+Ef1a+LwRh	16S+LwRh+CytB	COI+Ef1a+CytB	COI+Ef1a+LwRh	COI+LwRh+CytB	Ef1a+LwRh+CytB	COI+CytB+Ef1a+LwRh		16S+CytB+Ef1a+LwRh	16S+COI+Ef1a+LwRh	16S+COI+CytB+LwRh	16S+COI+CytB+Ef1a		
Euglossina	x	x	x	x		x	x	x				x			x	x	x	x	x	x		x					x	x	x	x	x	x	21 (4,5,7,4,1)
Eufriesea	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x		x	x	x	x	x		x	x		x	x	x	x	x	x	x	x		x	25 (5,7,8,4,1)
Euglossa	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	31 (5,10,10,5,1)
Eulaema	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x	x		x	x	x	x	x	x	29 (5,10,9,4,1)
Exaerete	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	29 (4,9,10,5,1)
(Ag El)																x																	1 (0,0,1,0,0)
(Ag Ex)								x			x							x		x			x								x		6 (0,2,3,1,0)
(Ex Eg)		x				x						x																					3 (1,2,0,0,0)
(Ex Ef)					x				x																								2 (1,1,0,0,0)
(Eg Ef)				x				x																									2 (1,1,0,0,0)
(Ex El)																																	0
(Ef El)	x		x				x								x				x	x	x	x			x	x		x	x	x		x	14 (2,2,6,3,1)
(Ag El Ex)																																	0
(Eg El Ef)	x			x				x							x			x		x					x		x	x	x		x	11 (2,2,3,3,1)	
(Ex El Ef)			x		x				x																								4 (2,1,1,0,0)
(Ag El Ef)							x									x																	2 (0,1,1,0,0)
(Ex Eg Ef)		x				x						x																					3 (1,2,0,0,0)
(Ag Ex Eg)											x							x														x	3 (0,1,1,1,0)
(Ag Ex El Ef)							x									x			x														3 (0,1,2,0,0)
(Ex Eg El Ef)	x	x				x						x			x			x			x				x		x	x	x		x	12 (2,2,3,3,1)	
(Ag Ex Ef Eg)																	x																1 (0,0,1,0,0)
(Ex Eg El Ef)			x		x				x																								4 (2,1,1,0,0)



Tabela 5. Resumo das 31 análises de parcimônia. (x): monofilia do agrupamento presente. Ag: *Aglae*; Ef: *Eufriesea*; Eg: *Euglossa*; El: *Eulaema*; Ex: *Exaerete*. Entre parênteses o número de vezes em que a monofilia em questão foi corroborada na análises envolvendo um, dois, três, quatro e cinco genes; (5,10,10,5,1) indicaria o maior número de vezes em que um agrupamento poderia ser encontrado.

Clado	Parcimônia																				Cinco genes	Total									
	Um gene					Dois genes					Três genes					Quatro genes															
	16S	COI	CytB	Ef1a	LwRh	16S+COI	16S+CytB	16S+Ef1a	16S+LwRh	COI+CytB	COI+Ef1a	COI+LwRh	CytB+Ef1a	CytB+LwRh	Ef1a+LwRh	16S+COI+CytB	16S+COI+Ef1a	16S+COI+LwRh	16S+Ef1a+CytB	16S+LwRh+CytB			COI+Ef1a+CytB	COI+LwRh+CytB	Ef1a+LwRh+CytB	COI+CytB+Ef1a+LwRh	16S+CytB+Ef1a+LwRh	16S+COI+Ef1a+LwRh	16S+COI+CytB+LwRh	16S+COI+CytB+Ef1a	
Euglossina		x	x	x		x		x							x		x														9 (3,3,2,1,0)
Eufriesea		x	x	x	x	x			x			x		x	x		x	x		x			x	x	x	x	x	x	x	x	21 (4,5,6,5,1)
Euglossa	x	x		x	x	x		x	x			x			x		x	x										x			13 (4,5,3,1,0)
Eulaema		x	x	x	x	x		x	x	x		x	x	x	x		x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	26 (4,8,8,5,1)
Exaerete	x	x	x		x	x	x	x	x	x		x		x	x		x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x		x	24 (4,8,7,4,1)
(Ag El)																															0
(Ag Ex)																														x	1 (0,0,0,1,0)
(Ex Eg)																															0
(Ex Ef)																															0
(Eg Ef)																															0
(Ex El)																															0
(Ef El)			x			x								x				x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	15 (1,2,6,5,1)
(Ag El Ex)																															0
(Eg El Ef)						x									x			x									x				5 (0,2,2,1,0)
(Ex El Ef)			x		x				x					x												x			x		8 (2,2,2,2,0)
(Ag El Ef)																															0
(Ex Eg Ef)																															0
(Ag Ex Eg)																															0
(Ag Ex El Ef)																															0
(Ex Eg El Ef)						x									x												x				4 (0,2,1,1,0)
(Ag Ex Ef Eg)								x																							1 (0,1,0,0,0)
(Ex Eg El Ef)			x		x				x			x						x													5 (1,2,2,0,0)

Tabela 6. Matriz dos estados de caráter propostos nas análises morfológicas das relações filogenéticas entre os gêneros de Euglossina.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	
<i>Centris flavifrons</i>	1	0	0	0	0	?	0	0	?	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	?	?	1	1	?	0	0	?	?	?	0	0	0	1	?	0	0	0	0	0	
<i>Bombus morio</i>	0	0	0	0	0	?	0	0	?	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	?	?	1	1	?	0	0	?	?	?	0	0	0	1	?	0	0	0	0	0	
<i>Aglae caerulea</i>	0	1	0	1	0	?	1	0	?	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	2	1	1	1	0	1	0	0	0	
<i>Exaerete smaragdina</i>	0	1	0	1	0	?	1	0	?	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2	1	1	0	1	1	0	1	1	
<i>Exaerete dentata</i>	0	0	0	1	0	?	1	0	?	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2	1	1	0	1	1	0	1	0	
<i>Eulaema bombiformis</i>	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	
<i>Eulaema nigrata</i>	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	
<i>Euglossa intersecta</i>	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	1	1	1	0	0	
<i>Euglossa analis</i>	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	1	1	1	0	0	
<i>Euglossa iopoeila</i>	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	1	1	1	0	0	
<i>Euglossa sapphirina</i>	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	1	1	1	0	0	
<i>Eufriesea pulchra</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Eufriesea purpurata</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	2	1	1	0	1	1	0	0	0	
<i>Eufriesea violacea</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	2	1	1	0	1	1	0	0	0	
<i>Eufriesea ornata</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0
<i>Eufriesea mussitans</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0
<i>Eufriesea surinamensis</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0

Tabela 6 (continuação). Matriz dos estados de caráter propostos nas análises morfológicas das relações filogenéticas entre os gêneros de Euglossina.

	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77
<i>Centris flavifrons</i>	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	?	?	?	1	0	?	?	1	0	1	1	?	0	1	?	1	1	0	1
<i>Bombus morio</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	?	?	0	1	1	0	?	0	1	?	1	1	0	1
<i>Aglae caerulea</i>	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	?	?	0	0	0	0	0	0	1	?	1	1	1	1
<i>Exaerete smaragdina</i>	1	1	1	1	0	2	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	?	?	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1
<i>Exaerete dentata</i>	1	1	1	1	0	2	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	?	?	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1
<i>Eulaema bombiformis</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Eulaema nigrita</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Euglossa intersecta</i>	0	1	1	1	0	2	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0
<i>Euglossa analis</i>	0	1	1	1	0	2	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1
<i>Euglossa iopoecila</i>	0	1	1	1	0	2	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0
<i>Euglossa sapphirina</i>	0	1	1	1	0	2	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1
<i>Eufriesea pulchra</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1
<i>Eufriesea purpurata</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1
<i>Eufriesea violacea</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1
<i>Eufriesea ornata</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1
<i>Eufriesea mussitans</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1
<i>Eufriesea surinamensis</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1

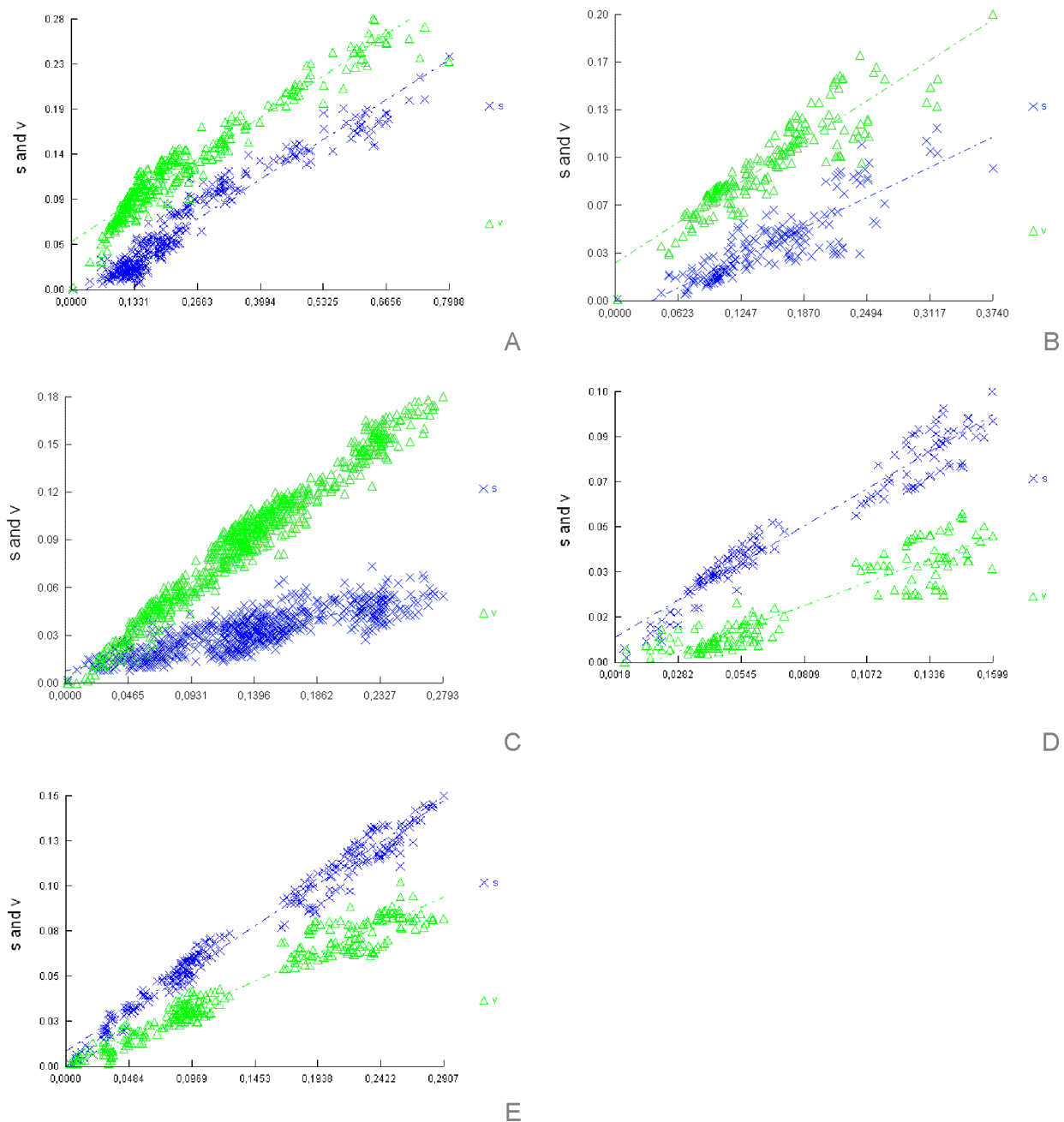


Figura 1. Gráficos dos testes de saturação para cada uma das cinco partições analisadas, onde: (x) transição e (Δ) transverso; (s and v) número observado de substituições dados os modelos específicos; A: 16S; B: COI; C: CytB; D: Ef1a; E: LwRh.

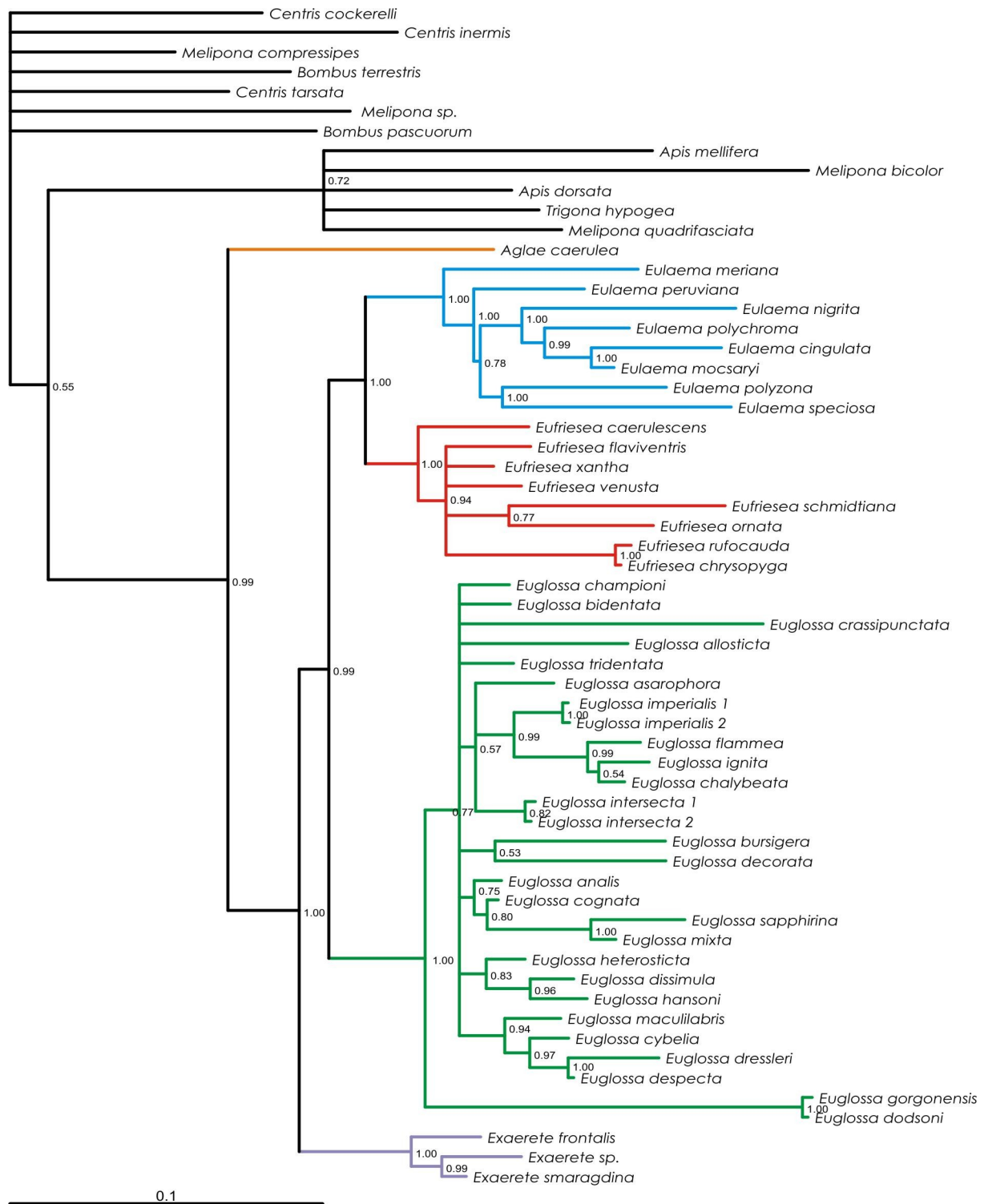


Figura 2. Filogenia construída a partir da análise conjunta das cinco partições estudadas, 16S+COI+Efla+LwRh+CytB (59 terminais e 3229 caracteres), através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.

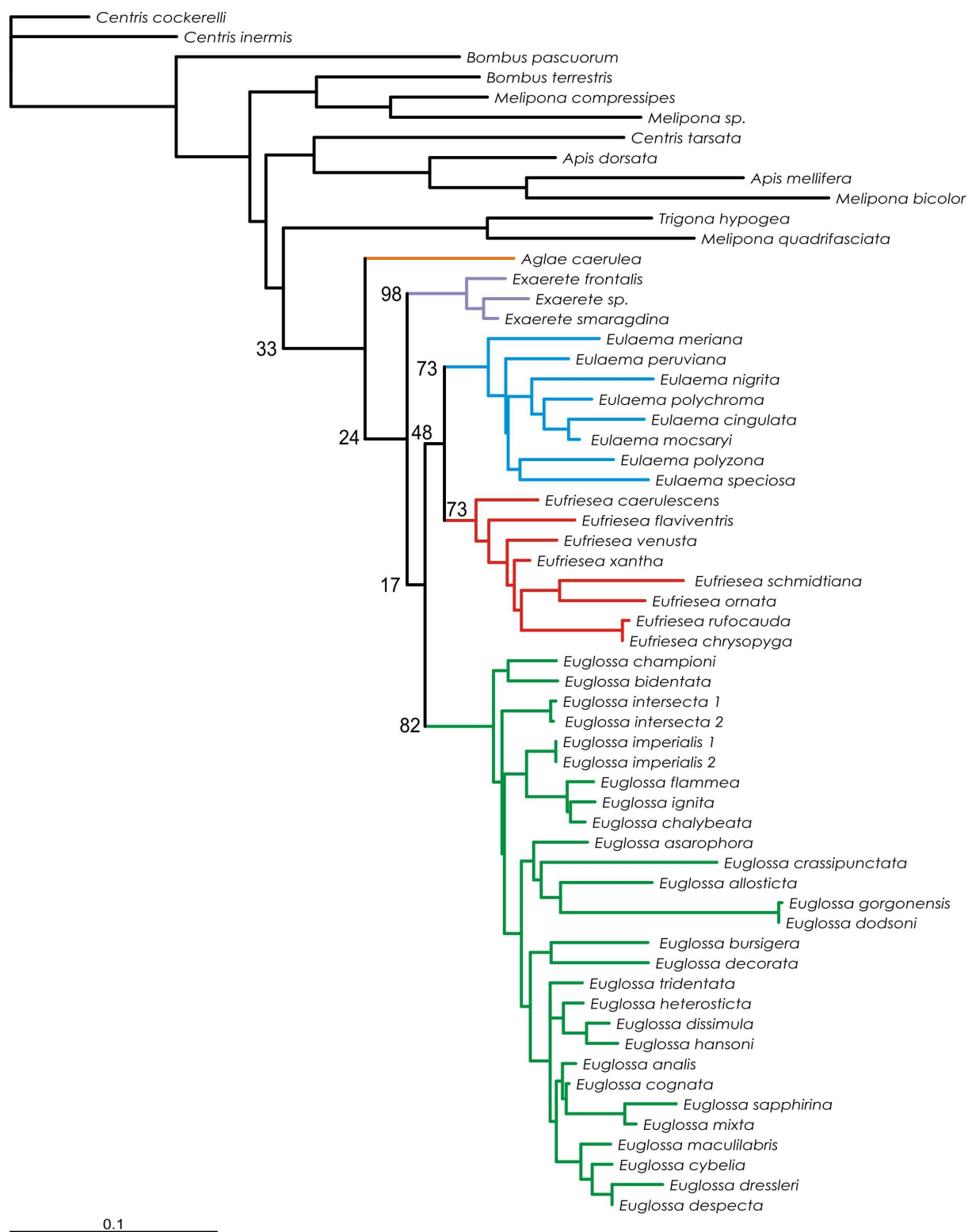


Figura 3. Filogenia construída a partir da análise combinada das cinco partições 16S+COI+CytB+Efla+LwRh (59 terminais, 3229 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança. Os valores de bootstrap dos clados de interesse (relação entre os gêneros de Euglossina) estão indicados nos nós correspondentes.

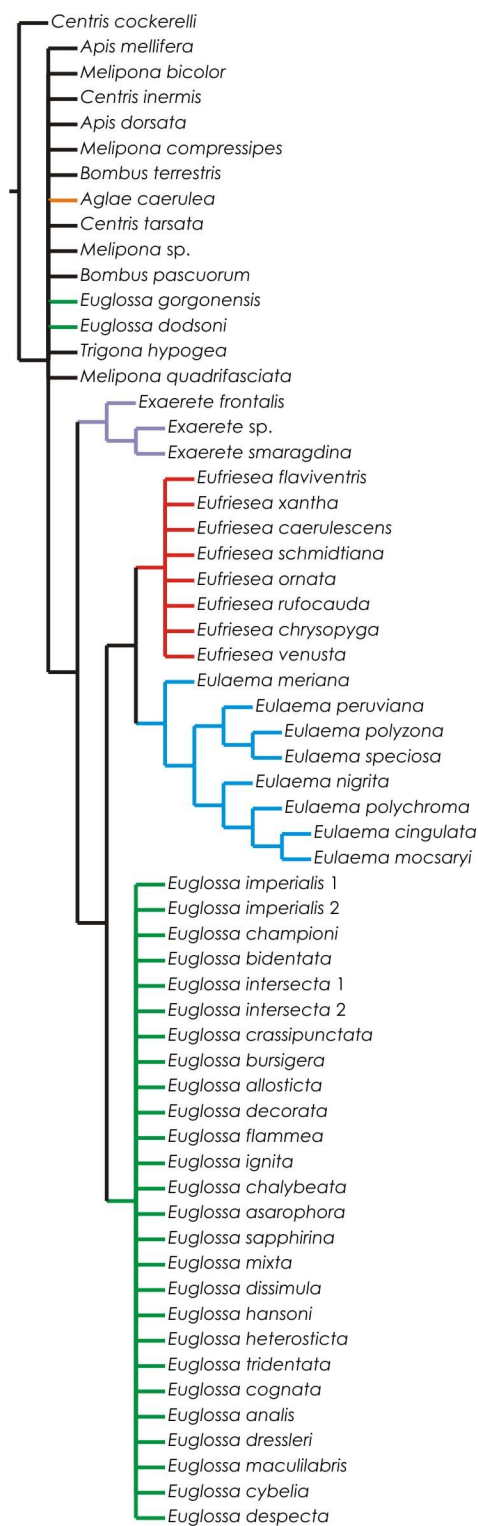
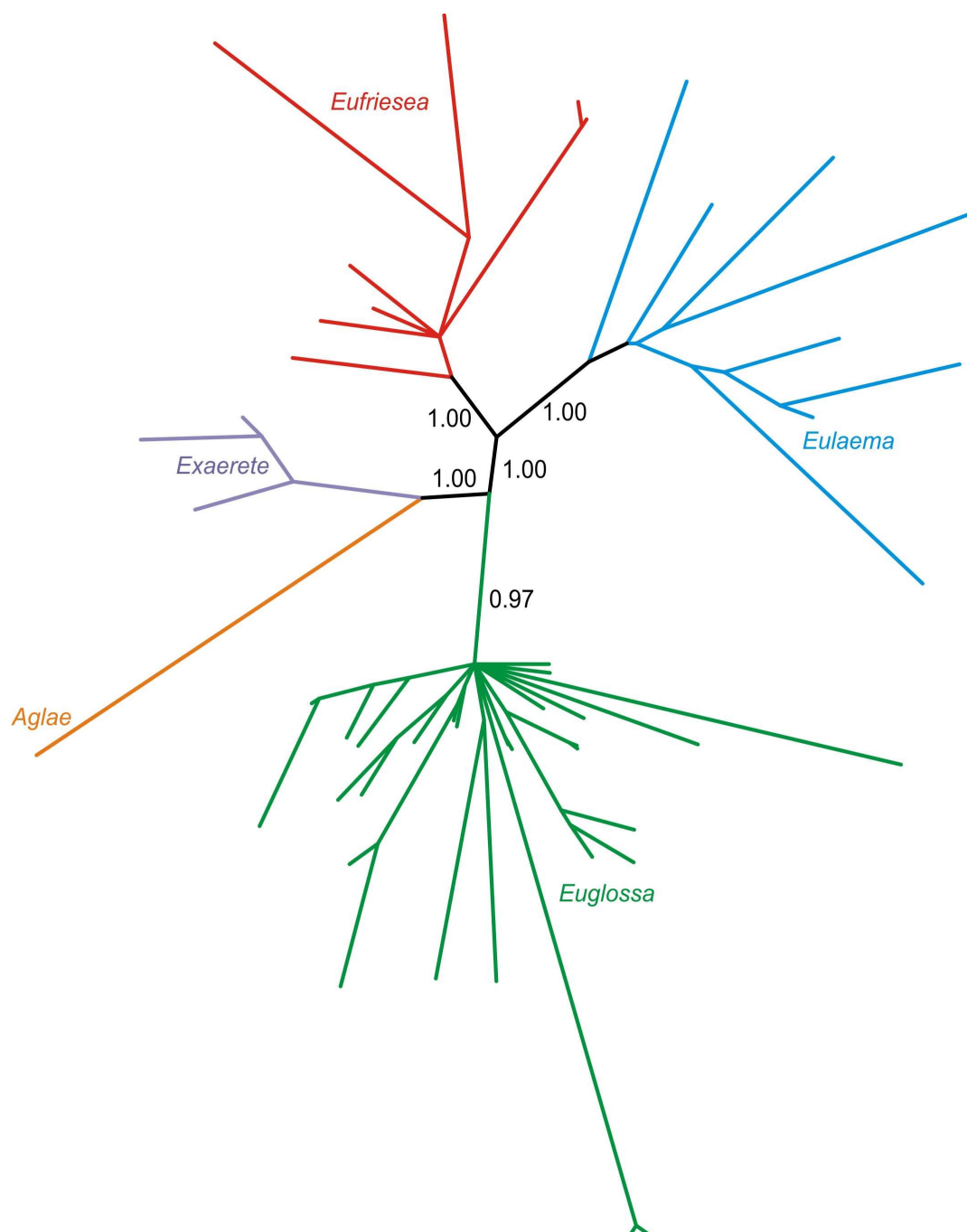


Figura 4. Árvore de consenso estrito das 5000 árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 4620; CI: 0,48; RI: 0,39) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação de todos os genes estudados – 16S+COI+Efla+LwRh+CytB (58 terminais; 2624 caracteres; 803 caracteres informativos de parcimônia).



0.1

Figura 5. Árvore não enraizada construída a partir da análise conjunta das cinco partições estudadas, 16S+COI+Ef1a+LwRh+CytB (59 terminais e 3229 caracteres; evidência total), através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.



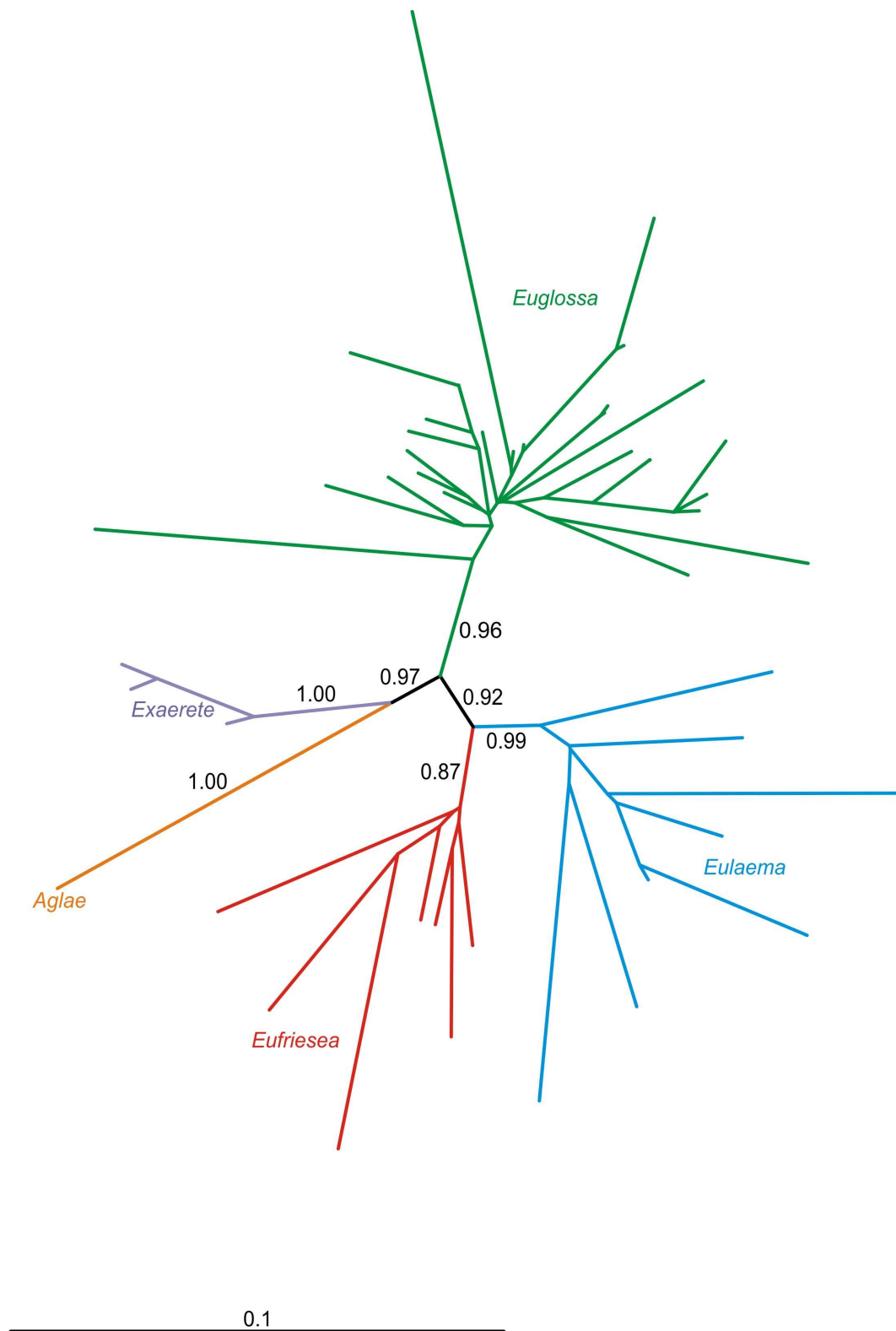


Figura 6. Árvore não enraizada construída a partir da análise combinada das cinco partições 16S+COI+CytB+Efla+LwRh (59 terminais, 3229 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança. Os valores de bootstrap dos clados de interesse estão indicados nos nós correspondentes.

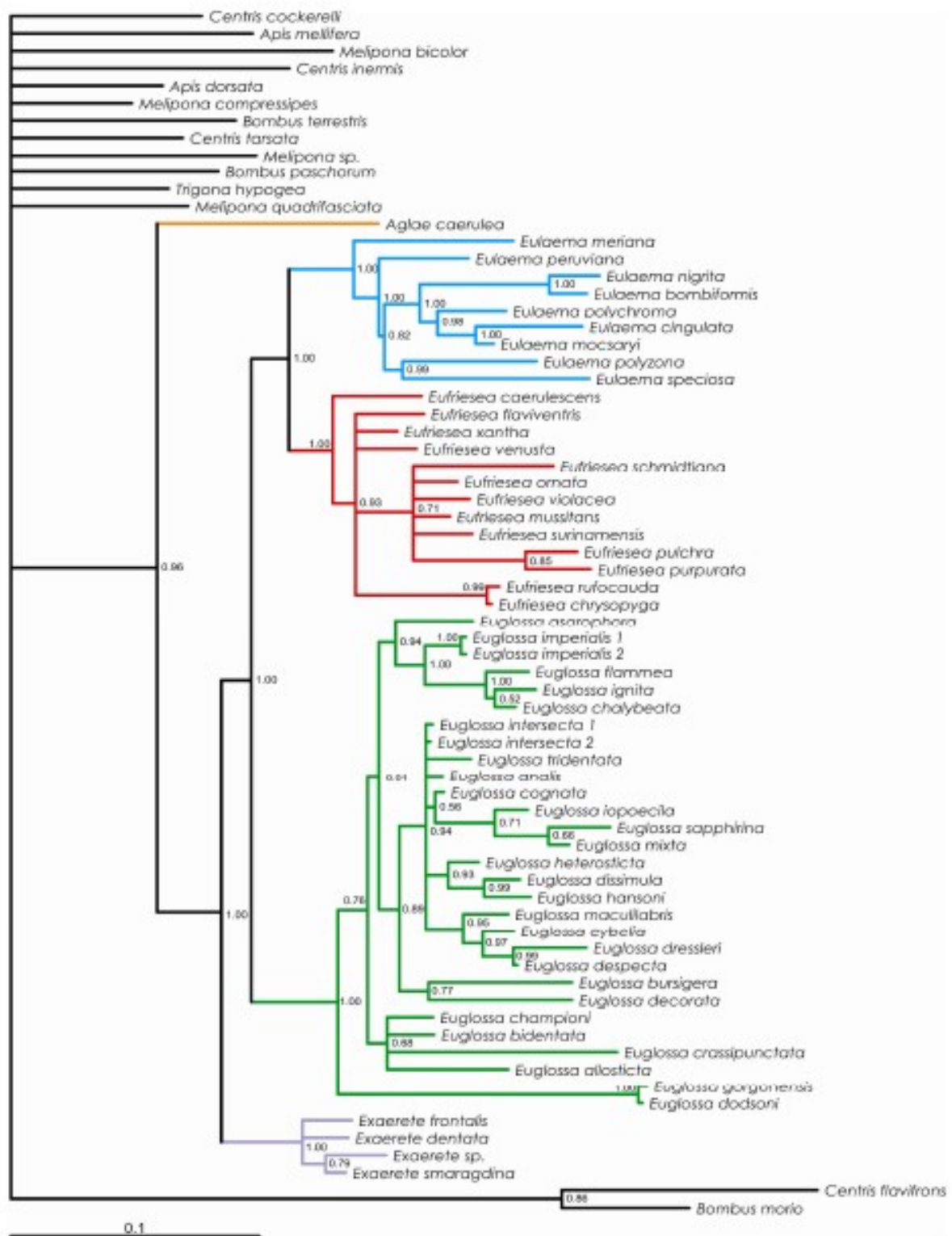


Figura 7. Filogenia construída a partir da análise de evidência total (caracteres morfológicos e moleculares; 70 terminais, 3306 caracteres), inferida através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.

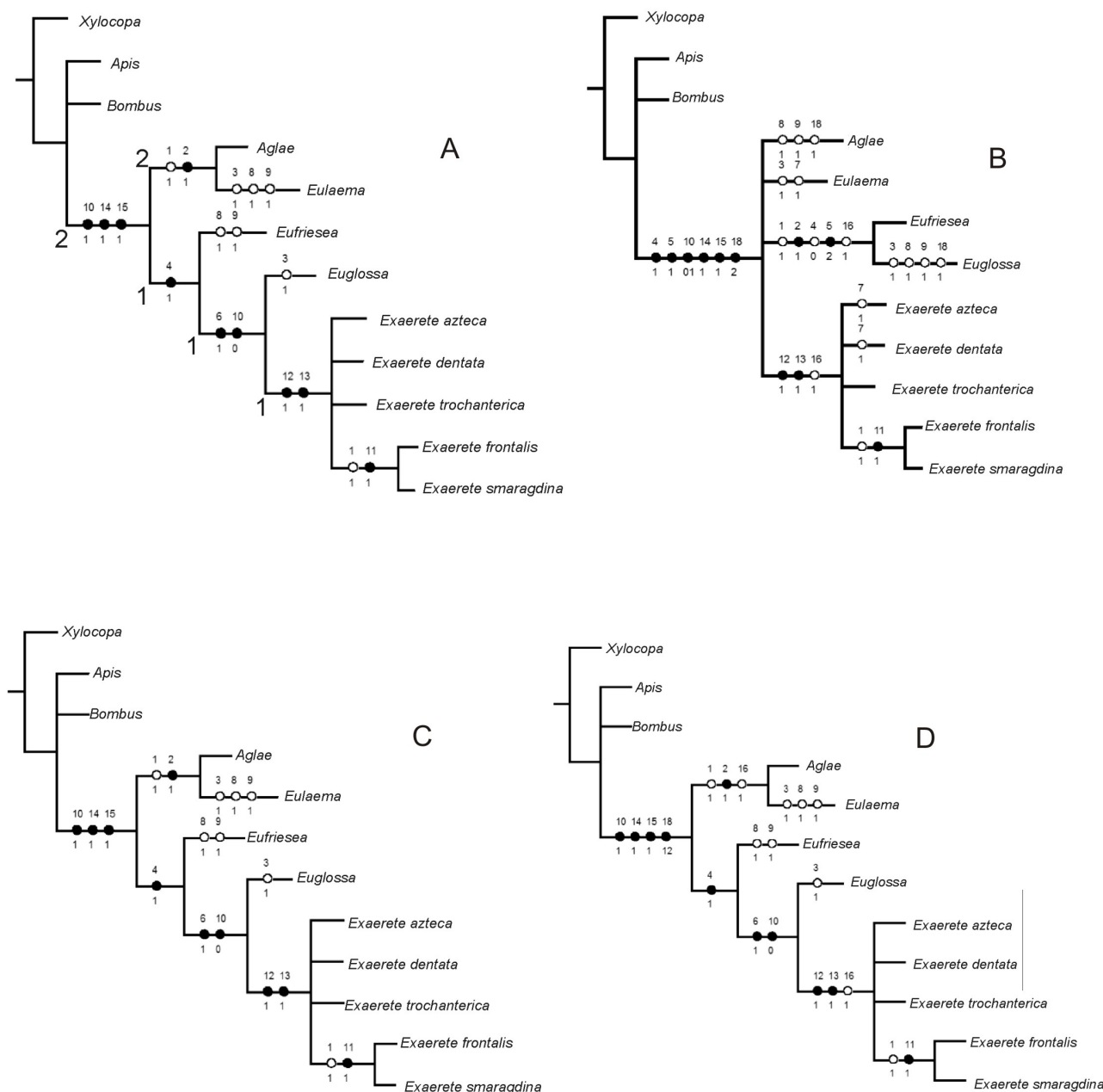


Figura 8. Reanálise da matriz de caracteres proposta por Engel (1999). A: consenso estrito das três árvores mais parcimoniosas encontradas com pesagem igual de caracteres da matriz original (valores do suporte de Bremer à frente dos nós correspondentes); B: consenso estrito das seis árvores encontradas com pesagem igual de caracteres da matriz modificada; C: consenso estrito das três árvores obtidas com a pesagem implícita de caracteres na matriz original; D: consenso estrito das três árvores obtidas com a pesagem implícita de caracteres na matriz modificada.

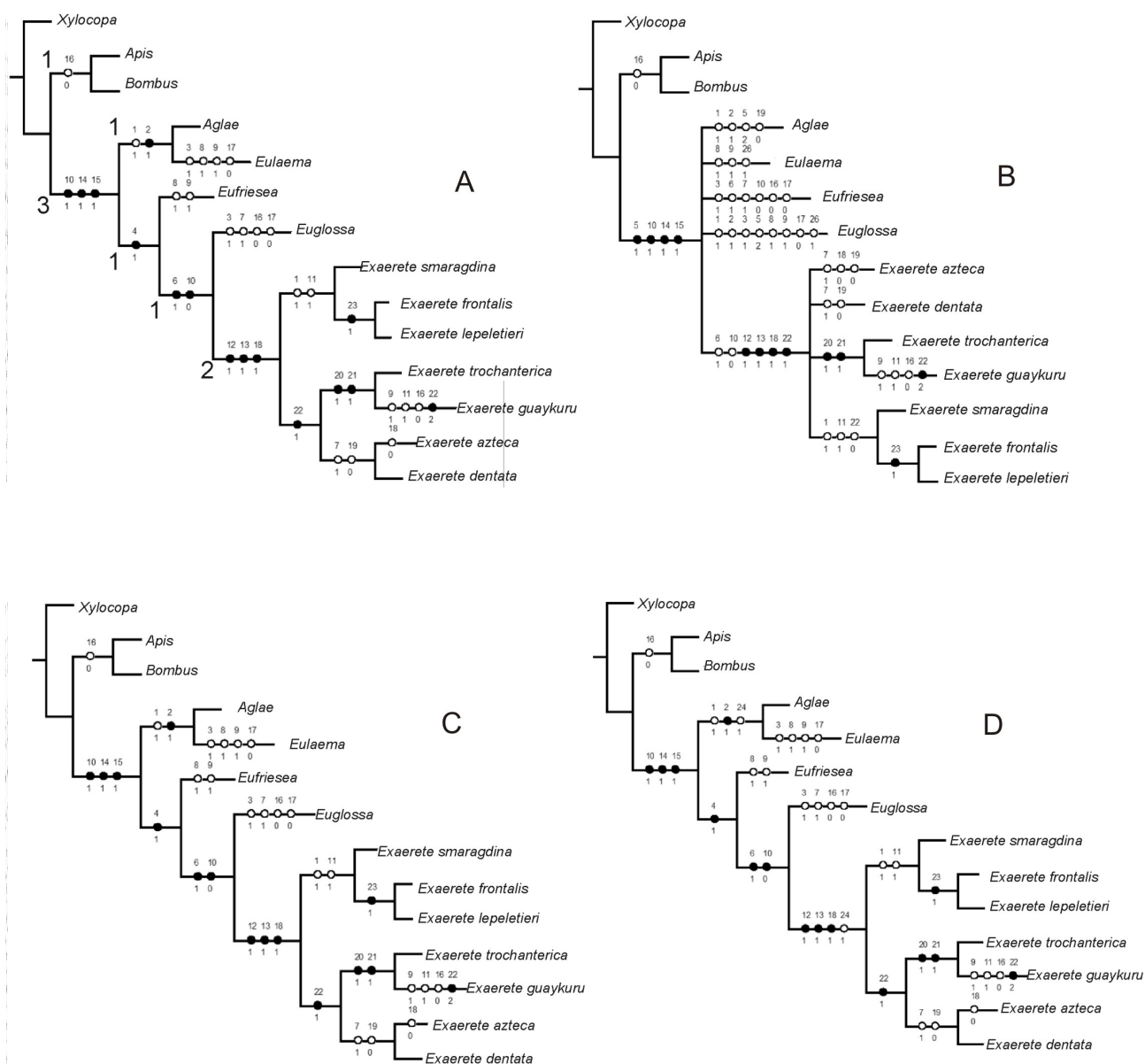


Figura 9. Reanálise da matriz de caracteres proposta por Anjos-Silva et al. (2007). A: árvore mais parcimoniosas encontrada com pesagem igual de caracteres da matriz original (valores do suporte de Bremer à frente dos nós correspondentes); B: consenso estrito das quatro árvores mais parcimoniosas encontradas com pesagem igual de caracteres da matriz modificada; C: cladograma obtido com a pesagem implícita de caracteres na matriz original; D: cladograma obtido com a pesagem implícita de caracteres na matriz modificada.

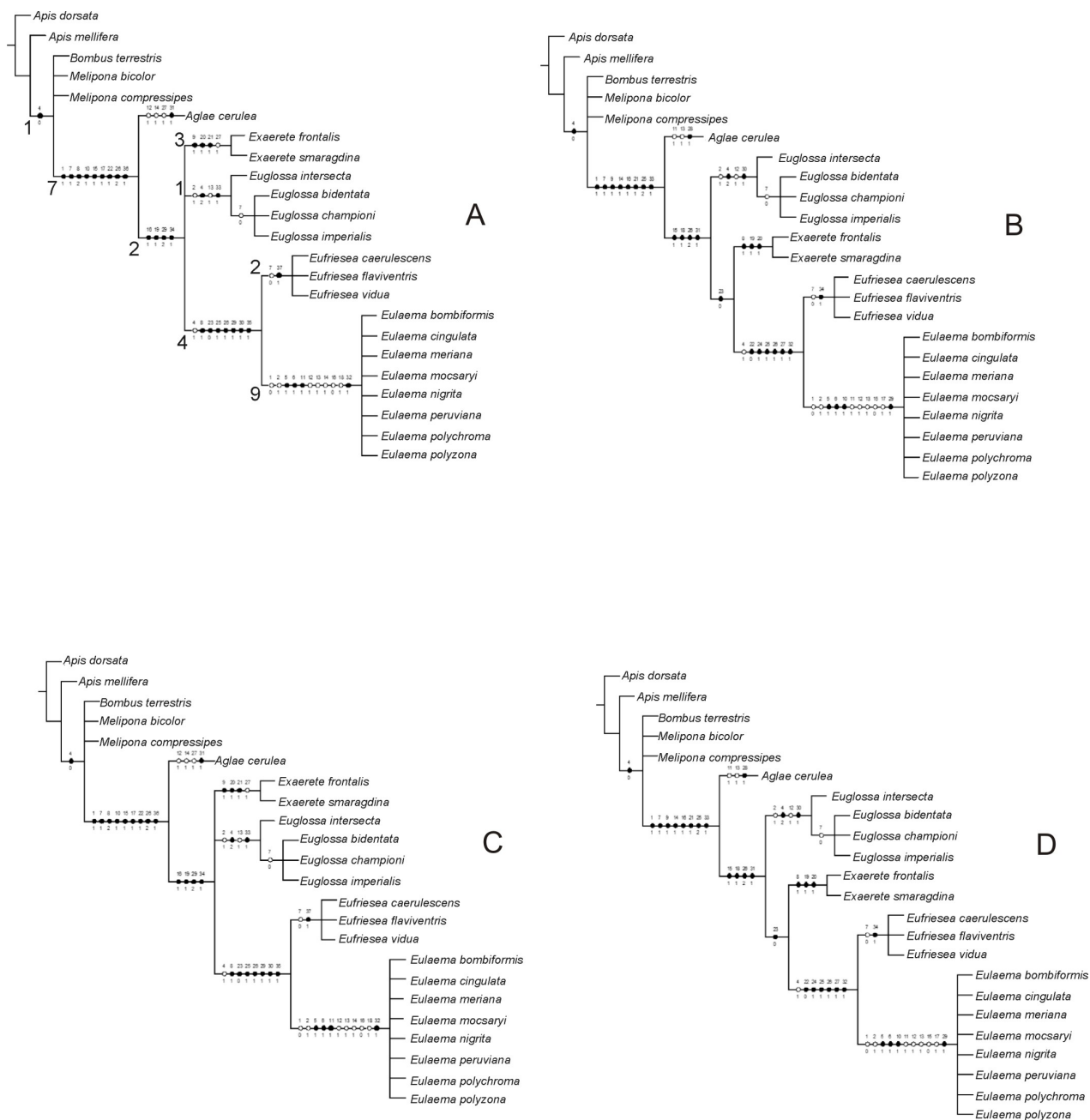


Figura 10. Reanálise da matriz de caracteres proposta por Michel-Salz et al. (2004). A: consenso estrito das duas árvores mais parcimoniosas encontradas com pesagem igual de caracteres da matriz original (valores do suporte de Bremer à frente dos nós correspondentes); B: árvore mais parcimoniosa encontrada com pesagem igual de caracteres da matriz modificada; C: consenso estrito das duas árvores mais parcimoniosas obtidas com a pesagem implícita de caracteres na matriz original; D: cladograma obtido com a pesagem implícita de caracteres na matriz modificada.

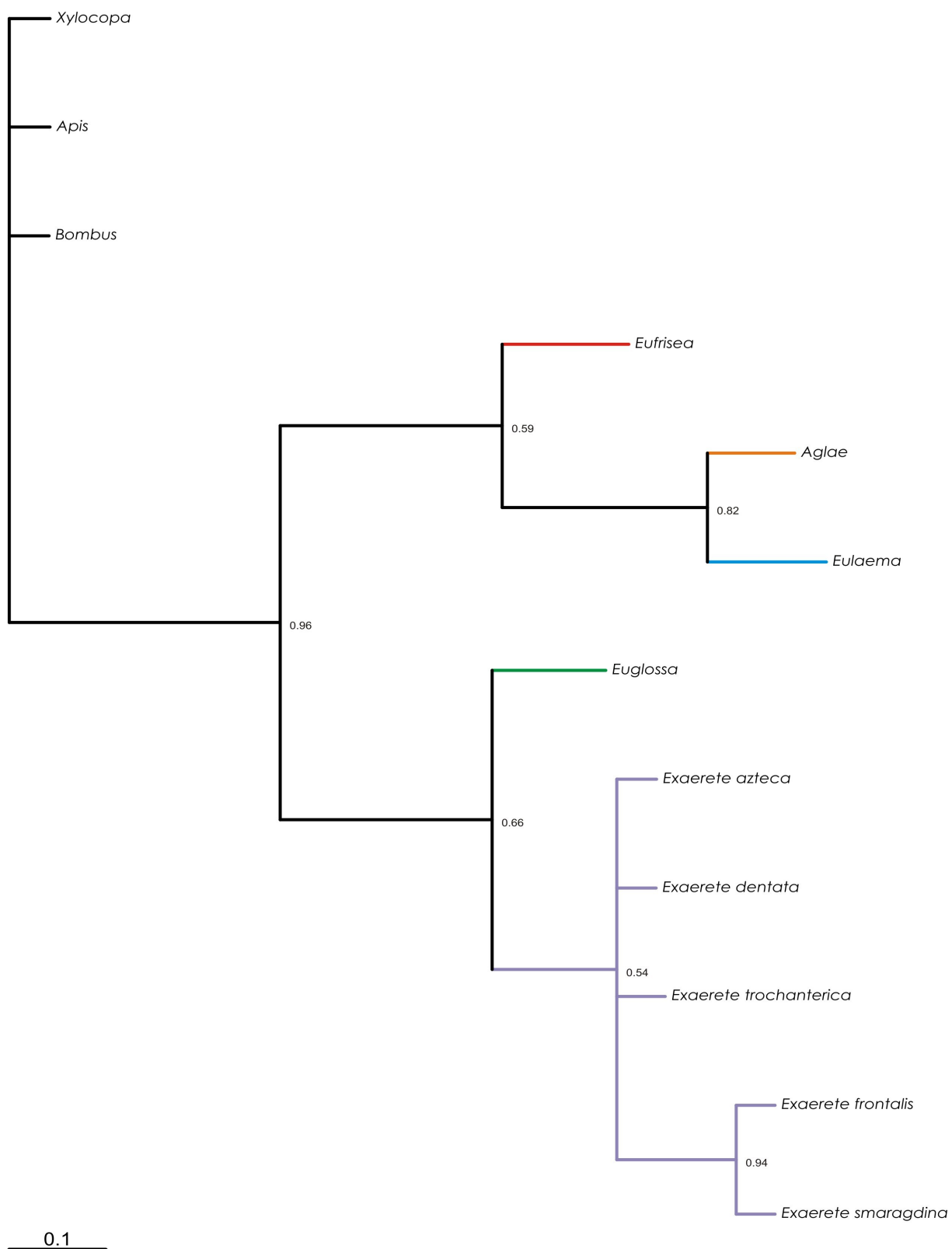


Figura 11. Árvore filogenética obtida através da análise de inferência bayesiana dos caracteres morfológicos presentes na matriz publicada por Engel (1999).

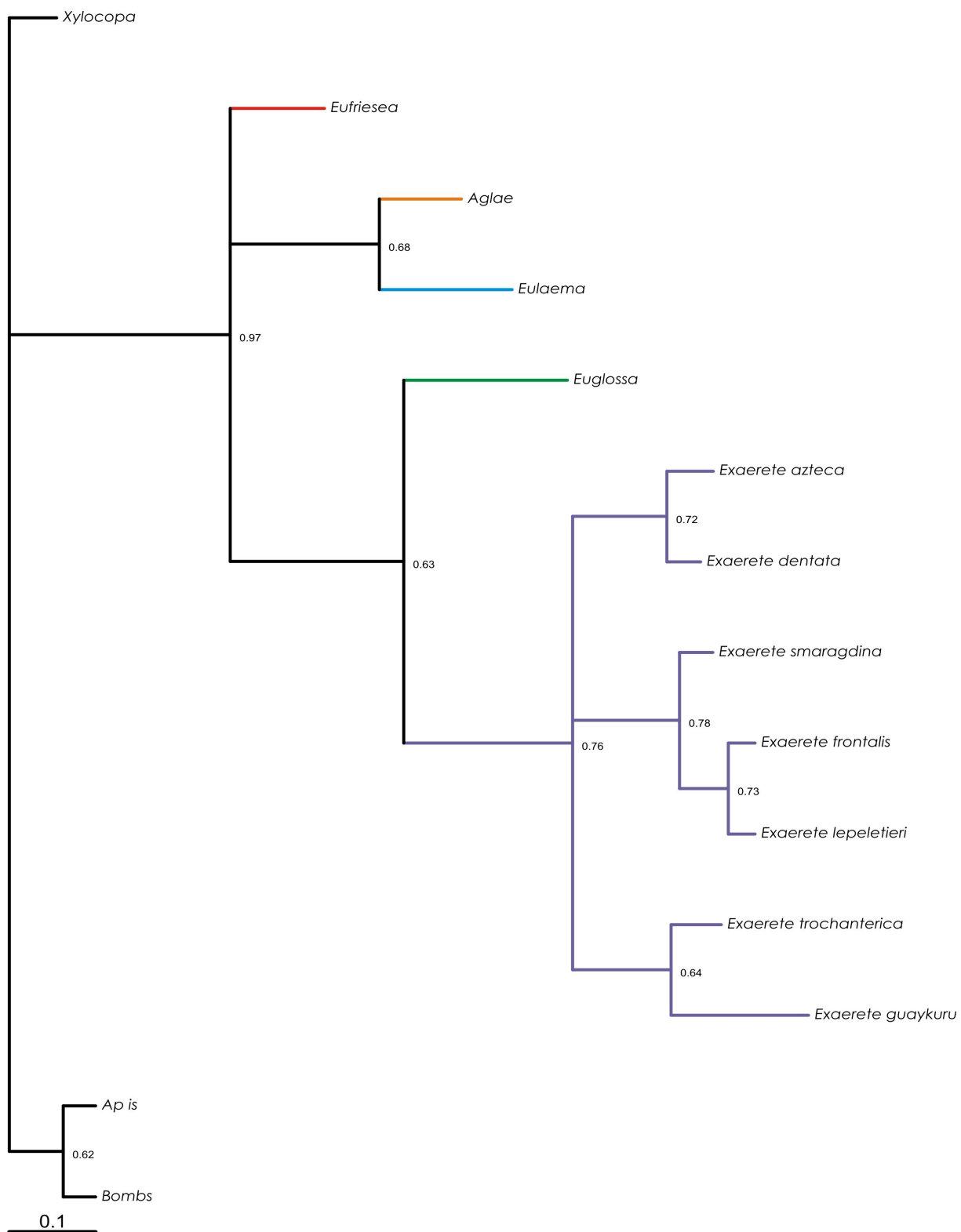


Figura 12. Árvore filogenética obtida através da análise de inferência bayesiana dos caracteres morfológicos presentes na matriz publicada por Anjos-Silva et al. (2007).

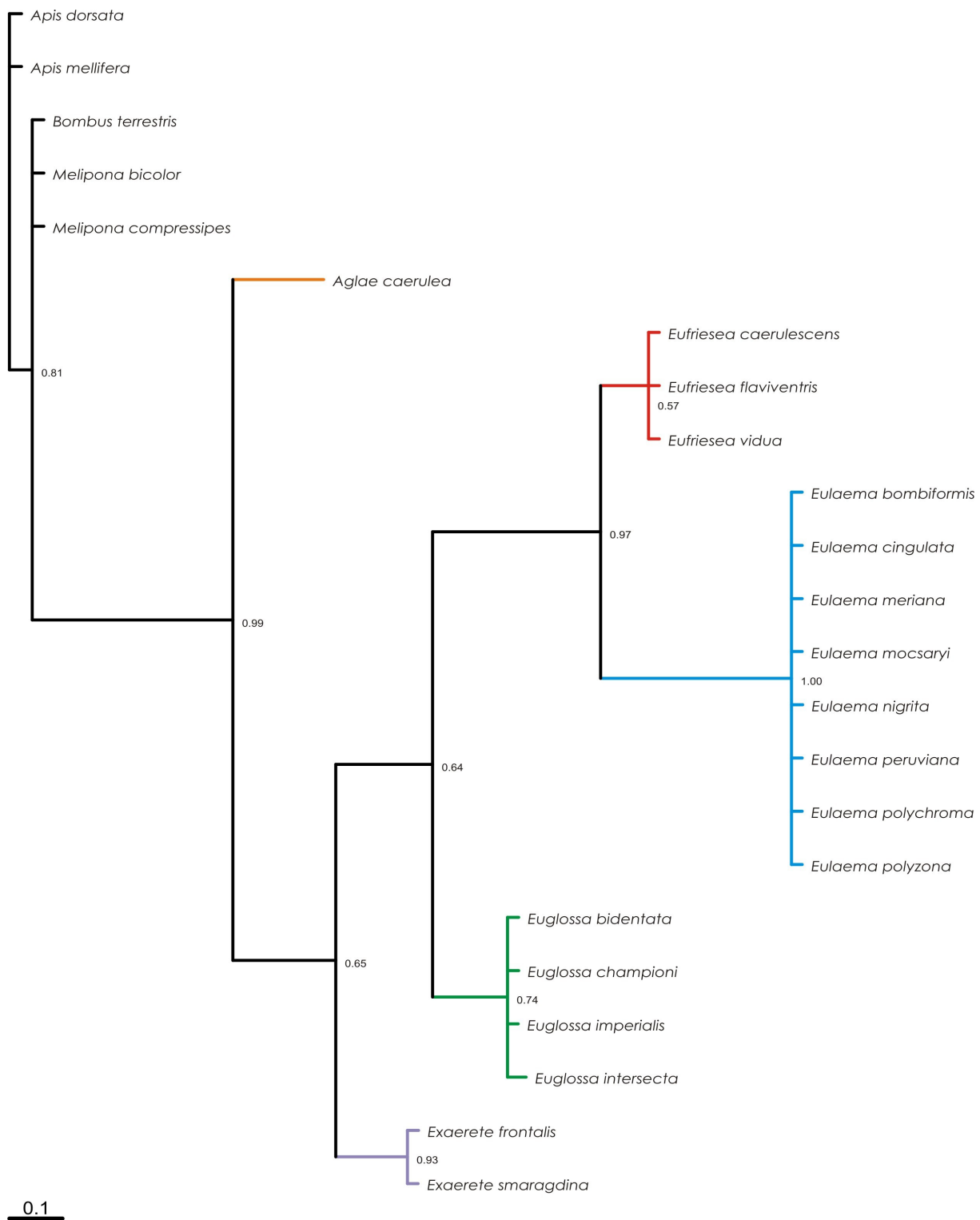


Figura 13. Árvore filogenética obtida através da análise de inferência bayesiana dos caracteres morfológicos presentes na matriz publicada por Michel-Salzat et al. (2004).



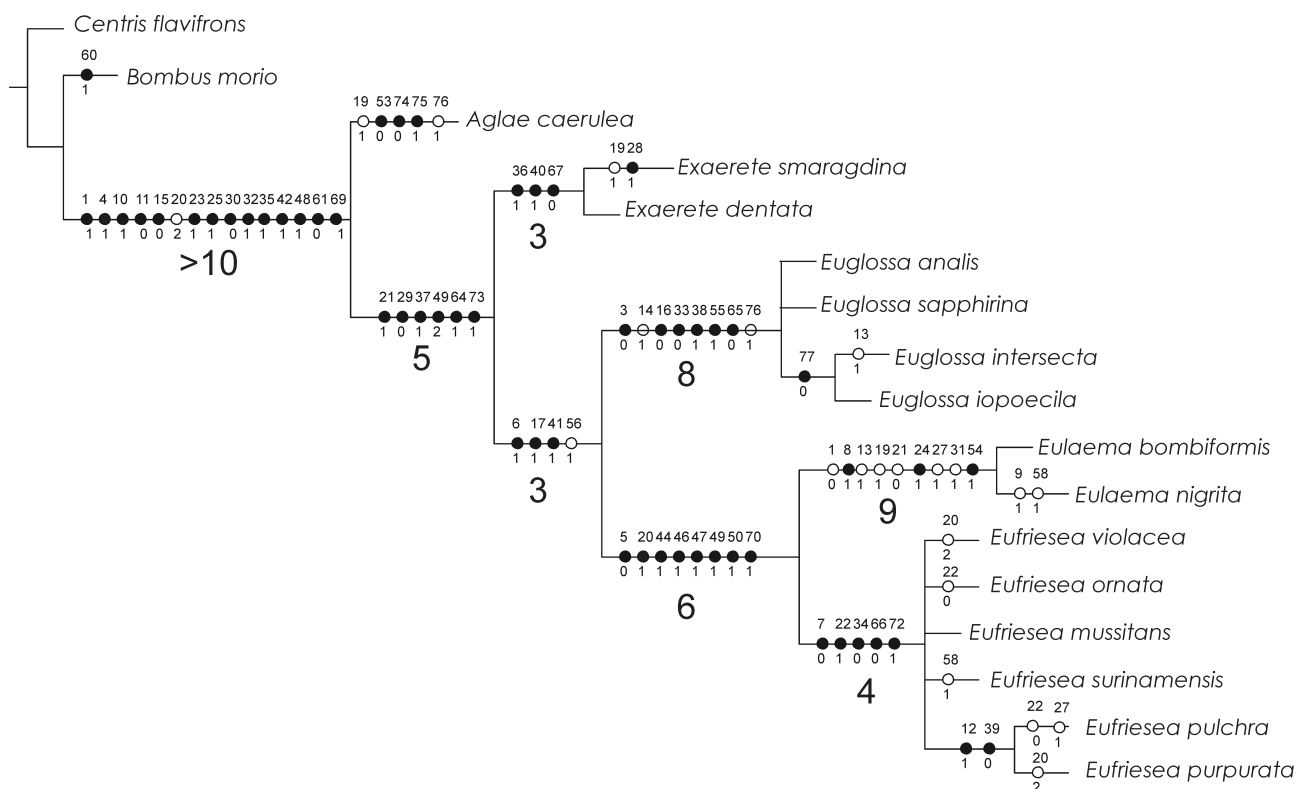


Figura 14. Consenso estrito das oito árvores mais parcimoniosas encontradas a partir da análise com pesagem igual dos caracteres da análise da matriz de dados morfológicos estudada no presente trabalho. Os valores de suporte de Bremer são apresentados abaixo do ramo ao qual se relaciona.

Figura 15. Cladograma encontrado a partir da análise com pesagem implícita dos caracteres da matriz de dados morfológicos estudada no presente trabalho. Os valores de suporte de Bremer são apresentados abaixo do ramo ao qual se relaciona.

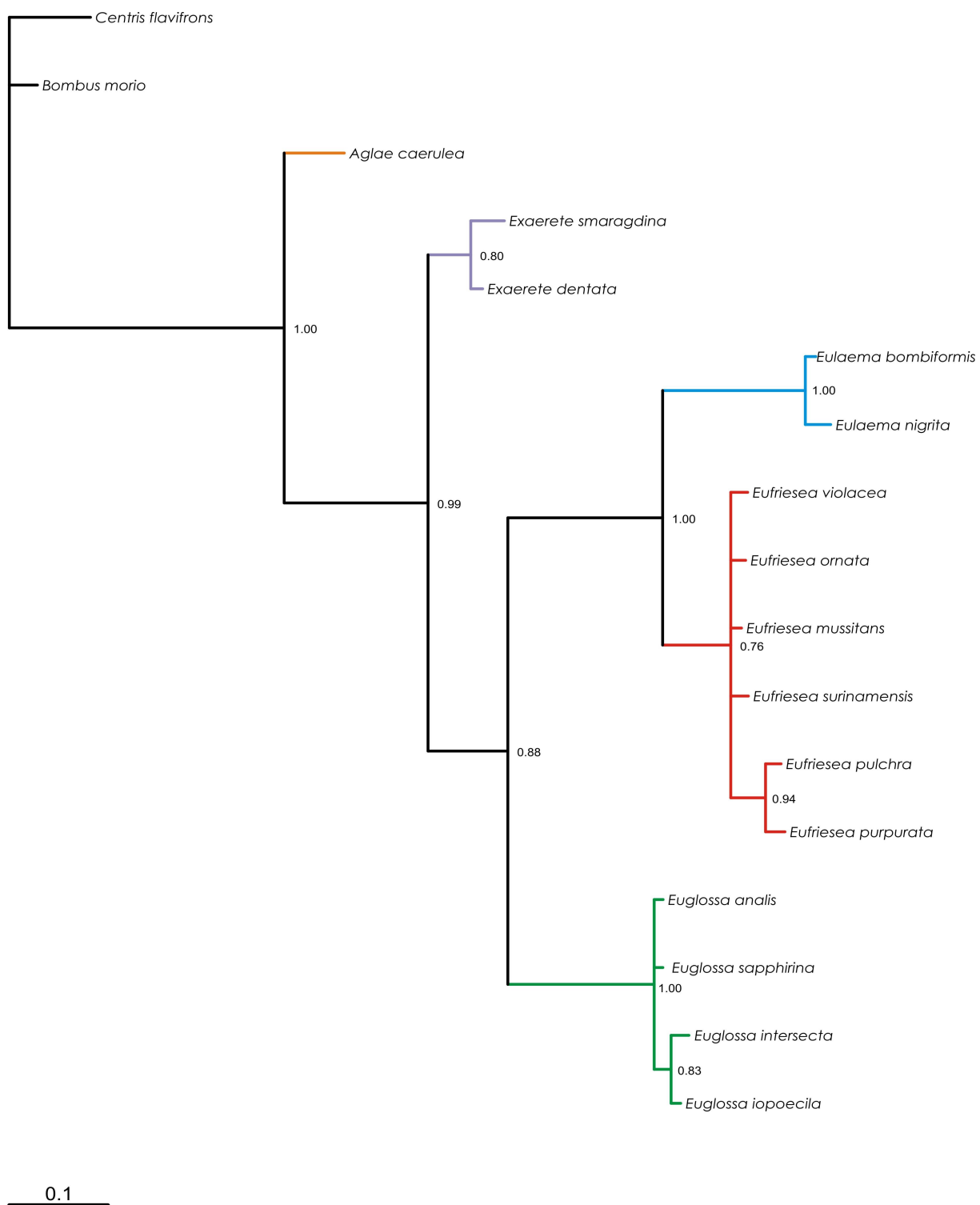


Figura 16. Árvore filogenética obtida através da análise de inferência bayesiana dos caracteres morfológicos re-estudados e propostos no presente trabalho.

## **CAPÍTULO 2**

### **Filogenia de *Eufriesea* Cockerell (Hymenoptera, Euglossina)**

## RESUMO

Este capítulo teve como objetivo estudar as relações filogenéticas entre as espécies do gênero *Eufriesea*, além de avaliar a validade dos grupos de espécies propostos por Kimsey (1982). Uma matriz composta por 38 terminais – sendo cinco do grupo externo – e 128 caracteres morfológicos foi analisada através de análises de parcimônia (com pesagem igual e implícita dos caracteres) e de inferência bayesiana. A análise com pesagem implícita dos caracteres, da mesma forma que a análise com pesagem igual dos caracteres, resultou em uma única árvore. A árvore obtida por inferência bayesiana mostrou-se menos resolvida que a resultante da análise cladística. A monofilia de *Eufriesea* foi mais uma vez corroborada e, dos doze grupos de espécies propostos por Kimsey (1982), apenas seis se mostraram monofiléticos em alguma das análises empregadas: grupo **ornata**, grupo **superba**, grupo **macroglossa**, grupo **rugosa**, grupo **mussitans** e grupo **chrysopyga**; destes, apenas **ornata**, **superba**, **rugosa** e **mussitans** foram resgatados nas três análises empregadas. A monofilia de *Eufriesea* sensu Moure (1967) foi confirmada e *Euplusia* sensu Moure (1967) mostrou-se parafilético em relação à *Eufriesea* sensu Moure (1967), uma vez que *Eufriesea aeneiventris* mostrou-se mais proximamente relacionada ao clado (*E. pulchra* + *E. lucifera*) que às demais *Euplusia* sensu Moure.

## ABSTRACT

The present chapter aimed to study the phylogenetic relationships among the species of the genus *Eufriesea*, in addition to evaluate the groups of species proposed by Kimsey (1982). A data matrix comprising 38 species (five comprising the outgroup) and 128 morphological characters were analyzed with parsimony (with equal and implicit weighting) and Bayesian analysis. Equal weighting analysis, as the implicit weighting analysis, resulted in a single most parsimonious tree. The topology found through Bayesian analysis was less resolved than the cladistic result. The monophyly of *Eufriesea* were corroborated once more and just six of the twelve species group proposed by Kimsey (1982) were supported: **ornata** group, **superba** group, **macroglossa** group, **rugosa** group, **mussitans** group and **chrysopyga** group. Regarding these six groups, just four of them (**ornata**, **superba**, **rugosa** and **mussitans**) were found on the three analysis carried out (parsimony with equal weights, parsimony with implicit weights and bayesian analysis). The monophyly of *Eufriesea* sensu Moure (1967) were confirmed and *Euplusia* sensu Moure (1967) is paraphyletic with *Eufriesea* sensu Moure, since *Eufriesea aeneiventris* was found to be more closely related to the clade (*E. pulchra* + *E. lucifera*) than to the remaining species of *Euplusia* sensu Moure.

## 1. INTRODUÇÃO

A subtribo Euglossina (Hymenoptera, Apidae) é dividida em cinco gêneros monofiléticos (Kimsey 1987; Michel-Salz et al. 2004; ver capítulo 1): *Aglae* Lepeletier & Serville, *Eufriesea* Cockerell, *Euglossa* Latreille, *Eulaema* Lepeletier e *Exaerete* Hoffmannsegg. O entendimento da evolução de características relacionadas ao comportamento social, hábitos de nidificação e utilização de plantas como fontes de compostos aromáticos na subtribo depende da existência tanto de hipóteses bem suportadas de relacionamento entre estes gêneros e, da mesma forma, de filogenias em níveis infragenéricos (ver Michel-Salz et al. 2004; ver capítulo 1; ver capítulo 3). Com relação às hipóteses de relacionamento entre os cinco gêneros, o acúmulo de evidência aponta para o seguinte arranjo: (*Aglae* (*Exaerete* (*Euglossa* (*Eulaema* + *Eufriesea*)))) (Michel-Salz et al. 2004; Oliveira 2006; capítulo 1), com os dois gêneros parasitas, *Aglae* e *Exaerete*, aparecendo mais próximos à raiz dos Euglossina que os gêneros não parasitas. A implicação desta hipótese no entendimento da origem do parasitismo e de sua relação com a regra de Emery é discutida de forma pormenorizada no capítulo 1.

Já no que se relaciona à existência de hipóteses de relacionamento em nível infragenérico, o panorama não é tão satisfatório. Em que pese que Darveau *et al.* (2005) apresentaram alguns dados sobre as relações de espécies dentro dos gêneros *Euglossa*, *Eufriesea*, *Exaerete* e *Eulaema*, o número de espécies utilizadas nas análises parece ter sido insuficiente para o entendimento das relações intraespecíficas. O gênero *Eulaema* é o que apresenta a melhor situação dentre os quatro não monotípicos, uma vez que foi recentemente revisado por Oliveira (2000) que, além disso, também propôs uma filogenia para estas espécies baseadas em caracteres morfológicos (Oliveira 2000; Oliveira 2006). Trabalhos posteriores (Michel-Salz et al. 2004; Darveau et al. 2005; ver capítulo 1) observaram que os agrupamentos propostos por Oliveira (2000; 2006), principalmente no que diz respeito à monofilia dos subgêneros *Apeulaema* Moure e *Eulaema sensu stricto* foram corroborados em análises envolvendo o estudo de dados moleculares. As relações filogenéticas entre as espécies de *Exaerete* foram estudadas por Engel (1999) e Anjos-Silva et al. (2007), com a utilização de caracteres morfológicos. Neste último trabalho, inclusive, todas as espécies do gênero foram consideradas. Os resultados de Anjos-Silva et al. (2007) corroboram a hipótese que as espécies de *Exaerete* com dois e quatro escleritos nos palpos labiais constituam clados distintos (ver também Moure 1964). A situação dos dois gêneros mais diversos do grupo, *Euglossa* e *Eufriesea*, é diferente: não existe hipótese de relacionamento entre as espécies de nenhum deles. Hinojosa-Díaz & Engel (2007:6) afirmaram que “análises filogenéticas de *Euglossa* estão sendo estudadas tanto a

partir de dados morfológicos (Hinojosa-Díaz, em prep.) e moleculares (S. Ramírez em prep.)”. Em sendo assim, a existência de hipóteses de relacionamento para as espécies deste gênero parece ser apenas questão de tempo.

O gênero *Eufriesea* Cockerell é composto por, aproximadamente, 65 espécies (Moure et al. 2007), compreendendo tanto abelhas com forte colorido metálico e integumento totalmente visível, as espécies “*Euglossa-like*”, quanto abelhas com pilosidade bastante desenvolvida no mesossoma e metassoma, as espécies “*Eulaema-like*”; ver Kimsey 1982; Nemésio 2009. O gênero *Eufriesea* é exclusivamente neotropical: *Eufriesea mexicana* (Mócsary, 1897) e *E. rugosa* (Friese, 1899) alcançam o norte do México, *E. violascens* (Mócsary, 1898) e *E. mariana* (Mócsary, 1896) se distribuem até o norte da Argentina e *E. violacea* (Blanchard, 1840) até o sul do Brasil (ver Kimsey 1982; Wittmann et al. 1988; Roubik & Hanson 2004; Moure et al. 2007). Kimsey (1982) reconheceu seis “zonas” de distribuição das espécies de *Eufriesea*: áreas baixas da América Central, corredor venezuelano, bacia amazônica, planaltos do Brasil, corredor paraguaio e zona endêmica panamenha. Importante ressaltar, entretanto, que algumas espécies ocupam mais de uma destas zonas propostas no trabalho de Kimsey (1982). Uma característica das espécies deste gênero é que, ao contrário do que ocorre em *Eulaema* e *Euglossa*, a atividade da maioria das espécies é restrita a poucos meses na estação chuvosa (Dressler 1982; Kimsey 1982; Cameron 2004). E esta pode ser uma das explicações para o fato de estas abelhas serem mais raras que as dos gêneros *Euglossa* e *Eulaema* na maior parte das coleções entomológicas (Nemésio 2007).

Pouco se conhece sobre a biologia das *Eufriesea*. De uma forma geral, dispõe-se apenas da descrição dos ninhos de dez espécies, alguns relatos de parasitismo, listas com as espécies vegetais visitadas e dos compostos aromáticos que são atrativos aos machos (ver Kimsey 1982; Ramírez et al. 2002). Os ninhos são construídos em frestas, cavidades em troncos ou rochas, em termiteiros (ativos ou não) e entre folhas de palmeiras. O arranjo padrão dos ninhos das espécies do gênero é o de séries lineares de células elípticas construídas com resina e fragmentos vegetais (Zucchi et al. 1969; Kimsey 1982; Ramírez et al. 2002; Cameron 2004; Roubik & Hanson 2004; Kamke et al. 2008). Algumas espécies comprovadamente fogem a este padrão: *Eufriesea laniventris* (Ducke, 1902) e *Eufriesea lucifera* Kimsey, 1977 que se utilizam apenas de resina para a construção das células (Dressler 1982; Kimsey 1982) e *Eufriesea nigrescens* (Friese, 1923) que apresenta um padrão diferenciado na arquitetura do ninho (ver Zucchi et al. 1969). Como observado por Cameron (2004), nenhum padrão taxonômico óbvio parece existir entre as espécies no que diz respeito ao comportamento de nidificação, pelo menos a partir da informação acumulada até o presente. Ao que

se sabe, a maioria das espécies é solitária, mas existem muitos casos onde os ninhos se encontram em grandes agregações, aparentemente comunais, com múltiplas séries de células construídas por diversas fêmeas, relacionadas ou não, trabalhando independentemente em seus próprios ninhos (ver Kimsey 1982; Cameron 2004). Existem relatos, também, da associação entre espécies de *Eufriesea* e abelhas cleptoparasitas do gênero *Exaerete*. *Exaerete dentata* parasita, comprovadamente, ninhos de *Eufriesea surinamensis* (Linnaeus, 1758), *E. auriceps* (Fries, 1899) e *Eufriesea smaragdina* (Perty, 1833) (Zucchi et al. 1969; Bennett 1972; Kamke et al. 2008), e *Exaerete smaragdina* ataca células de *Eufriesea surinamensis* (Dodson & Frymire 1961; Ramírez et al. 2002). Parasitas de outras famílias de Hymenoptera (Mutillidae e Torymidae), além de besouros meloídeos (Coleoptera, Meloidae) também se encontram relacionadas a ninhos de espécies de *Eufriesea* (Zucchi et al. 1969; Kimsey 1982; Roubik 1989; Kamke et al. 2008).

O gênero *Eufriesea* foi proposto por Cockerell, 1908 em substituição à *Eumorphia* Fries, 1899, pré-ocupado e, durante muito tempo, incluiu apenas *Eufriesea pulchra* (Smith, 1854), a espécie tipo. Nesta abordagem mais estrita do gênero *Eufriesea*, a maior parte das espécies hoje consideradas como pertencentes a este gênero se encontravam alocadas em *Euplusia* Moure (ver Moure 1967). Desta forma, até meados da década de 1970, a subtribo Euglossina compreendia seis gêneros: *Aglae*, *Euglossa*, *Exaerete*, *Eulaema*, *Eufriesea* e *Euplusia*. Posteriormente, Kimsey (1979), argumentando que “um exame detalhado de características morfológicas e comportamentais” não fornecia evidência para a separação dos dois gêneros, sinonimizou *Euplusia* sob *Eufriesea*. Este tratamento mais amplo de *Eufriesea* foi amplamente aceito por praticamente todos os pesquisadores que trataram do grupo (p. ex. González & Gaiani 1989; Silveira et al. 2002; Ramírez et al. 2002; Cameron 2004; Roubik & Hanson 2004; Nemésio 2007; Ayala & Engel 2008), com a exceção de alguns trabalhos de Moure (Moure 1999; Moure et al. 2001), em que novos táxons foram descritos em *Euplusia*. À semelhança do que ocorreu com os demais gêneros de Euglossina, principalmente *Euglossa* e *Eulaema*, o advento da utilização de compostos aromáticos para a atração de machos (Dodson et al. 1969) teve reflexos diretos no aumento do conhecimento da diversidade e no número de espécies descritas no gênero *Eufriesea* (Kimsey 1977; González & Gaiani 1989; Moure 1999; Moure et al. 2001). Recentemente, novas espécies foram descritas para o México (Ayala & Engel 2008), Bolívia (Nemésio & Bembé 2008) e Floresta Atlântica brasileira (Nemésio 2007) e o status de algumas espécies reconsiderados nos trabalhos de Moure et al. (2007) e Nemésio (2009).

Em sua monografia de revisão das espécies de *Eufriesea*, Kimsey (1982) se propôs a dividir as aproximadamente cinquenta espécies descritas à época em doze grupos de espécies. Segundo a



proponente (Kimsey 1982:18) não havia nenhuma intenção de que estes grupos constituíssem subgêneros, mas sim a de facilitar a inequívoca identificação das espécies a partir de um determinado grupo. Como observado por Moure (1999) e Nemésio (2009), entretanto, a proposição destes grupos não se mostrou tão eficiente para auxiliar na identificação dos táxons do gênero. Soma-se à esta problemática, o fato de que muitas novas espécies foram descritas após este trabalho (p. ex. Gonzalez & Gaiani 1989; Moure 1999; Moure et al. 2001; Nemésio 2007; Nemésio & Bembé 2008; Ayala & Engel 2008). Da mesma forma com o que ocorre com os grupos de espécies propostos por Dressler (1978) para o arranjo de espécies de *Euglossa*, a proposição de Kimsey (1982) se baseou em conjuntos de caracteres e não em sinapomorfias (ver Kimsey 1982; Nemésio 2009). Basicamente, as hipóteses de agrupamento de Kimsey repousaram no arranjo das cores do integumento destas abelhas, em características do clípeo e no tamanho da glossa das espécies. A utilização do comprimento da glossa na taxonomia das espécies de *Eufriesea* foi primeiramente proposto por Moure (1976) e amplamente utilizado deste então.

A existência de hipóteses filogenéticas para as espécies do gênero de *Eufriesea*, somada à reanálise dos grupos de espécies propostos por Kimsey (1982), é de vital importância para que se entenda a evolução de características relacionadas, por exemplo, ao hábito de nidificação e utilização de compostos (ver capítulo 3) pelas espécies de gênero, bem como seria importante em auxiliar no entendimento da existência de diferentes níveis de socialidade em Euglossina e, também, dos padrões biogeográficos relacionados à distribuição das espécies da subtribo (ver Cameron 2004; Roubik & Hanson 2004; Michel-Salzat et al. 2004), além de poder contribuir no desenvolvimento de hipóteses de classificação para os táxons em questão.

## 2. OBJETIVOS

O objetivo principal deste capítulo é o de estudar as relações filogenéticas existentes entre as espécies do gênero *Eufriesea* Cockerell baseados em caracteres morfológicos.

Seus objetivos específicos:

- a) testar os agrupamentos de espécies propostos por Kimsey (1982) para os táxons do gênero *Eufriesea*;
- b) investigar o relacionamento filogenético entre os grupos propostos por Kimsey (1982) caso se mostrem monofiléticos.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1. Levantamento de caracteres e táxons analisados

Estudaram-se caracteres morfológicos de espécies de *Eufriesea* e de espécies de outros gêneros de Euglossina - além de uma espécie de Bombina – visando hipotetizar o relacionamento das espécies do gênero. Os táxons foram escolhidos de maneira que representassem a diversidade do gênero *Eufriesea* e os grupos de espécies propostos por Kimsey (1982). Procurou-se escolher um maior número de espécies para os maiores grupos propostos por Kimsey (1982), e, nestes casos, procurou-se abranger a maior diversidade possível de formas, além de espécies compreendendo a maior distribuição geográfica possível (ver Prendini 2001). Além disso, houve a utilização das espécies tipo de *Eufriesea* [*Eufriesea pulchra* (Smith, 1854)] e de *Euplusia* [*Eufriesea superba* (Hoffmannsegg, 1817)] (ver Moure et al. 2007). Da mesma forma, todas as espécies que dão nome aos grupos de espécies propostos por Kimsey (1982) foram incluídas nas análises.

Em sendo assim, a análise envolveu 38 terminais, sendo cinco dos grupos externos, *Bombus* (*Fervidobombus*) *morio* (Swederus, 1787) (Apidae, Bombina) e quatro terminais representando os quatro outro gêneros de Euglossina, *Aglae caerulea* Lepeletier & Serville, 1825; *Euglossa* (*Glossura*) *iopoecila* Dressler, 1982; *Exaerete smaragdina* (Guérin, 1844); e *Eulaema* (*Apeulaema*) *nigrita* Lepeletier, 1841, além de 33 terminais do gênero alvo do estudo. Os terminais do gênero *Eufriesea* utilizados foram os seguintes (divididos em grupos de espécies conforme proposto por Kimsey (1982)): **grupo I – surinamensis**: *Eufriesea surinamensis* (Linnaeus, 1758); *Eufriesea fallax* (Smith, 1854); *Eufriesea flaviventris* (Fries, 1899); *Eufriesea mexicana* (Mocsary, 1897); **grupo II – ornata**: *Eufriesea ornata* (Mocsary, 1896); *Eufriesea schmidtiana* (Fries, 1925); **grupo III – auripes**: *Eufriesea auripes* (Gribodo, 1882); *Eufriesea convexa* (Fries, 1899); *Eufriesea laniventris* (Ducke, 1902); **grupo IV – superba**: *Eufriesea superba* (Hoffmannsegg, 1817); *Eufriesea concava* (Fries, 1899); **grupo V – elegans**: *Eufriesea elegans* (Lepeletier, 1841); *Eufriesea duckei* (Fries, 1923); **grupo VI – macroglossa**: *Eufriesea macroglossa* (Moure, 1965); *Eufriesea venusta* (Moure, 1965); **grupo VII – pulchra**: *Eufriesea aeneiventris* (Mocsary, 1896); *Eufriesea pulchra* (Smith, 1854); *Eufriesea lucifera* Kimsey, 1977; *Eufriesea purpurata* (Mocsary, 1896); **grupo VIII – rugosa**: *Eufriesea rugosa* (Fries, 1899); *Eufriesea corusca* (Kimsey, 1977); **grupo IX – violacea**: *Eufriesea violacea* (Blanchard, 1840); *Eufriesea chalybaea* (Fries, 1923); *Eufriesea excellens* (Fries, 1925); **grupo X – mussitans**: *Eufriesea mussitans* (Fabricius, 1787); *Eufriesea mariana* (Mocsary, 1896); *Eufriesea violascens* (Mocsary, 1898); **grupo XI –**

**chrysopyga:** *Eufriesea chrysopyga* (Mócsary, 1898); *Eufriesea rufocauda* (Kimsey, 1977); **grupo XII – caerulescens:** *Eufriesea caerulescens* (Lepeletier, 1841); *Eufriesea anisochlora* (Kimsey, 1977); *Eufriesea fragrocara* (Kimsey, 1977); **insertae sedis:** *Eufriesea vidua* (Moure, 1976).

Todos os exemplares examinados estão depositados na coleção entomológica Pe. Jesus Santiago Moure (DZUP), do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná. Os exemplares foram examinados sob microscópio estereoscópico Zeiss modelo Stemi SV 6. As fotografias foram obtidas em uma câmera Leica DFC 500 acoplada a um microscópio estereoscópico MZ 16 e processadas pelo software Auto-Montage (Syncroscopy).

Adicionalmente, machos de algumas espécies foram submetidos a clareamento para melhor visualização de alguns caracteres e estudo de outros. O protocolo (modificado de Melo 1999) pode ser resumido da seguinte forma: exemplares fervidos em solução de KOH 10% por duas horas; clareamento com água oxigenada (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) 10 volumes; álcool etílico 70% para remoção da água oxigenada; adição de quantidades cada vez maiores de glicerina com retirada gradual do álcool; conservação dos exemplares em glicerina pura. A genitália, tergos e esternos associados foram acondicionados, também em glicerina pura, em placas separadas. Foram clareados os terminais do grupo externo, além das seguintes espécies de *Eufriesea*: *Eufriesea mussitans* (Fabricius, 1787); *Eufriesea ornata* (Mócsary, 1896); *Eufriesea pulchra* (Smith, 1854); *Eufriesea purpurata* (Mócsary, 1896); *Eufriesea surinamensis* (Linnaeus, 1758); *Eufriesea violacea* (Blanchard, 1840) (ver capítulo 1).

A terminologia morfológica adotada segue Kimsey (1982), Michener (2000) e Roubik (2004). Com relação a características da genitália, a terminologia segue Ospina-Torres (1998) e Oliveira (2006). Os tergos e esternos metassomais são indicados, respectivamente, como T1–T7 e E1–E8.

A construção dos caracteres foi realizada respeitando três critérios: correspondência topográfica, independência dos caracteres e hierarquia de caracteres e estados (Hawkins et al. 1997). Em alguns casos, utilizou-se a construção contingente de caracteres (ver Forey & Kitching 2000) ao invés da codificação multiestado. A construção contingente beneficia a formação de grupos mais inclusivos e informativos, além de respeitar a hierarquia entre caracteres e estados. Quando foram utilizados caracteres já publicados em outros estudos, adotou-se a seguinte abreviatura: Kimsey (1982): K1982; Kimsey (1987): K1987; Engel (1999): E1999; Michel-Salzat et al. 2004: MS2004; Anjos-Silva et al. (2007): AS2007. Na seqüência da abreviatura, o número do caráter nesses estudos

(ver capítulo 1). Os caracteres de genitália da maior parte das espécies de *Eufriesea* foram codificados de acordo com as ilustrações fornecidas em Kimsey (1977; 1982). Alguns caracteres da morfologia externa do macho de *Eufriesea aeneiventris* (Mócsary) foram checados em imagens fornecidas em Roubik & Hanson (2004) e Nemésio (2009). Na discussão dos resultados, um determinado caráter – e seu respectivo estado – é citado da seguinte maneira: (A[B]), onde “A” é o caráter em questão e “B” o estado considerado.

### 3.2. Análise de dados

Foram utilizadas análises de parcimônia e inferência bayesiana para inferir a filogenia do gênero *Eufriesea* a partir da matriz de dados construída.

As análises de parcimônia com pesagem igual dos caracteres foram realizadas no programa Nona 2.0 (Goloboff 1999) e as com pesagem implícita dos caracteres no programa PeeWee (Goloboff 1997). A análise dos cladogramas, bem como a visualização das matrizes, foram possíveis com o auxílio da interface Winclada 1.0 (Nixon 1999-2002). Foram realizadas buscas heurísticas pelas melhores topologias, em ambos os casos, através de 100000 replicações (mult\*100000), estocagem de 10000000 árvores na memória (hold10000000) e 100 árvores estocadas por replicação (hold/100). Em todas as análises os caracteres foram considerados como não-ordenados. O suporte de Bremer (Bremer 1994) foi calculado para as árvores de consenso no programa Nona 2.0. Devido a restrições computacionais, no cálculo desta medida de suporte foram estocadas árvores de até cinco passos a mais que a mais parcimoniosa.

Utilizou-se o programa MrBayes 3.1 (Huelsenbeck & Ronquist 2001; Ronquist & Huelsenbeck 2003) para as análises de inferência bayesiana. Análises de *Metropolis-coupled Markov chain Monte Carlo* (MCMCMC) implementadas no programa foram utilizadas para inferir as topologias. Duas corridas, com duas cadeias cada, foram analisadas por  $5 \times 10^6$  gerações, sendo que a cada 250 gerações uma árvore era armazenada. As 5000 primeiras foram descartadas através do comando *burnin*, e a convergência entre as corridas avaliada pelos valores de *potential scale reduction factor* (Gelman & Rubin 1992) implementados no próprio programa MrBayes, e pela análise visual dos gráficos dos valores de verossimilhança (*logL*) destas corridas no mesmo programa. As matrizes foram analisadas sob o modelo proposto por Lewis (2001), com a heterogeneidade das frequências dos estados de caráter sendo modelada por uma distribuição gama cujo parâmetro associado ( $\alpha$ ) é estimado pelos próprios dados. As topologias resultantes foram

visualizadas e editadas no programa TreeView (Page 2001).

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Lista de caracteres

1- Integumento da cabeça (MS2004/1)

(0) com cores metálicas

(1) com cores opacas

Integumento com cores metálicas é exclusividade dos Euglossina dentre os grupos estudados. Esta condição, entretanto, é ausente nas espécies de *Eulaema* (ver Oliveira 2006).

2- Relação largura/ comprimento da cabeça

(0) cabeça quase tão longa quanto larga

(1) cabeça distintamente mais larga que longa

3- Vértice, na região ao lado dos ocelos laterais

(0) polido

(1) com pontuação conspícua

4- Vértice (dos machos, em vista dorsal)

(0) reduzido; distância entre os ocelos laterais e o limite da cabeça menor que 3x o diâmetro do ocelo

(1) bastante grande; distância entre os ocelos laterais e o limite da cabeça maior que 3x o diâmetro do ocelo

5- Vértice

(0) com um sulco conspícuo posterior aos ocelos laterais (Figura 1)

(1) sem um sulco conspícuo posterior aos ocelos laterais

6- Vértice

(0) com rampas separando o ocelo mediano dos ocelos laterais

(1) sem rampas separando o ocelo mediano dos laterais

7- Rampas ocelares (aplicável somente para os terminais com rampas conspícuas separando o ocelo mediano dos laterais; estado 0 para o caráter 6)

(0) bastante desenvolvidas e avançadas em direção à frente

(1) pouco desenvolvidas; restritas à lateral do ocelo medial

8- Margem lateral dos ocelos laterais (machos)

(0) nitidamente afundada

(1) sem afundamento aparente

9- Afundamento da borda lateral dos ocelos laterais (aplicável somente para os terminais com a borda lateral do ocelo afundada; estado 0 para o caráter 8)

(0) bastante afundada; afundamento com a largura do próprio ocelo

(1) afundamento suave; nitidamente menor que o diâmetro do ocelo

10- Ocelos laterais

(0) próximos; distantes de, no máximo, duas vezes o diâmetro ocelar

(1) bastante separados; distância entre eles aproximadamente de quatro vezes o diâmetro ocelar

11- Região póstero-lateral dos ocelos laterais

(0) com uma pequena protuberância bastante evidente

(1) sem diferenciação aparente

Estas estruturas, denominadas estruturas justocelares (*juxtocellar structures*; Hinojosa-Díaz & Engel 2008) estão presentes em todas as espécies de Euglossina estudadas. De acordo com Hinojosa-Díaz & Engel (2008), estas estruturas estão ausentes nas outras subtribos de abelhas corbiculadas (Apina, Bombina e Meliponina), enquanto também aparecem em outros Apinae (Anthophorini, Centridini e Eucerini).

12- Fronte e vértice (machos)

(0) com cores diferentes; transição abrupta

(1) com as mesmas cores; sem diferenciação evidente

13- Fronte, entre os alvéolos antenais

(0) com uma faixa polida bastante evidente na área média

(1) sem uma faixa polida na área média

14- Faixa polida da área média da frente (aplicável apenas para os terminais com faixa polida na área média da frente; estado 0 para o caráter 13)

(0) com uma depressão conspícua na metade inferior (Figura 2)

(1) sem depressão aparente

15- Frente

(0) bastante alargada; alvéolos antenais distantes, pelo menos, a distância do diâmetro do próprio alvéolo

(1) estreita; alvéolos antenais bastante próximos

16- Área média da frente, entre a sutura epistomal e o sulco frontal (aplicável somente para os terminais com a frente alargada; estado 0 para o caráter 96)

(0) plana

(1) elevada

17- Frente (machos)

(0) com uma área distintamente elevada unindo a base do clípeo ao sulco frontal

(1) sem área elevada unindo a base do clípeo ao sulco frontal

18- Sulco frontal

(0) sem interrupções ao longo do seu comprimento

(1) interrompido ao longo do seu comprimento

19- Sulco frontal (machos) (aplicável somente para os terminais com o sulco frontal completo; estado 0 para o caráter 18)

(0) bastante profundo

(1) raso e com um estrangulamento conspícuo próximo ao ápice

20- Primeiro flagelômero antenal (MS2004/4)

(0) comprimento subigual ao do segundo flagelômero

(1) nitidamente mais longo que o segundo flagelômero

*Euglossa*, *Eulaema* e *Eufriesea* apresentam o primeiro flagelômero distintamente mais longo que o segundo (Michel-Salzat et al. 2004).

21- Escapo (fêmeas)

(0) distintamente menor que o comprimento do clípeo

(1) em tamanho comparável ao do comprimento do clípeo

22- Clípeo (fêmeas)

(0) fortemente deprimido na altura das pontes do tentório (Figura 3)

(1) não deprimido

23- Limite inferior do clípeo (em vista frontal)

(0) em forma de arco pronunciado, com as bordas projetadas sobre o labro

(1) reto ou ligeiramente arqueado

24- Clípeo

(0) com um par de elevações laterais (carenas) em relação à área medial

(1) sem estas elevações

25- Clípeo (machos)

(0) com a área central modificada

(1) com a área central indiferenciada

26- Modificação na área central do clípeo (aplicável somente para os terminais com a área central do clípeo modificada; estado 0 para o caráter 25)

(0) elevada

(1) apenas como uma linha longitudinal com pontuação modificada

27- Modificação na área central do clípeo (aplicável somente para os terminais com a área central do clípeo modificada; estado 0 para o caráter 25)

(0) completa; desde o ápice do clípeo até o labro

(1) incompleta



28- Pilosidade da lateral do clípeo (próximo aos olhos compostos; machos)

(0) clara

(1) preta

29- Comprimento dos pêlos da lateral do clípeo (próximos aos olhos compostos; machos)

(0) curtos; menor que o diâmetro de um ocelo

(1) longos; maior que o diâmetro de um ocelo

30- Porção superior da sutura epistomal

(0) reta (Figura 5)

(1) em forma de arco

(2) formando um ângulo perceptível (um “V” invertido) (Figura 4)

31- Fossa tentorial

(0) situada dentro de uma depressão conspícua na margem do clípeo

(1) situada em uma área sem modificação aparente

32- Gena

(0) distintamente mais larga na região mediana

(1) mais larga na região superior

33- Pontuação da gena

(0) pontos de dois tamanhos distintos

(1) sem diferenciação evidente entre o tamanho dos pontos

34- Labro (machos), em vista lateral

(0) sem diferenciação evidente

(1) fortemente truncado (Figura 6)

35- Labro (em vista lateral)

(0) bastante achatado em vista lateral

(1) com a região média projetada

36- Labro (em vista frontal)

(0) com dois processos apicais conspícuos

(1) sem tais processos

37- Labro

(0) com uma carena longitudinal média

(1) sem carena média

38- Carena longitudinal média do labro (aplicável somente para os terminais com estado 0 para o caráter 37)

(0) ultrapassando a metade do labro

(1) restrita à metade basal do labro

39- Labro

(0) com duas carenas longitudinais laterais, adjacentes à região média

(1) sem carenas laterais

40- Carenas laterais do labro (aplicável somente para os terminais com estado 0 para o caráter 39)

(0) restritas à metade basal do labro

(1) ocupando mais da metade do labro, a partir da articulação com o clípeo

41- Carenas laterais do labro (aplicável somente para os terminais com carenas laterais do labro ocupando mais da metade do labro; estado 1 para o caráter 40)

(0) mais desenvolvida na metade inferior

(1) uniformemente desenvolvida ao longo do seu comprimento

42- Ápice das carenas laterais do labro, em vista lateral (aplicável somente para os terminais com carena lateral mais desenvolvida na metade inferior ou com carena restrita à metade inferior do labro; ver estados dos caracteres 40 e 41)

(0) com um ângulo conspícuo

(1) arredondada

43- Labro

- (0) distintamente mais largo que longo
- (1) com comprimento e largura bastante similares

44- Pilosidade na região mediana do labro (fêmeas)

- (0) esparsa
- (1) bastante desenvolvida

45- Pilosidade do labro (fêmeas)

- (0) composta apenas por pelos bastante grossos
- (1) com pelos grossos e finos misturados
- (2) composta apenas por pelos finos

46- Área malar

- (0) bastante reduzida; limite do olho justaposto à base da mandíbula
- (1) distinguível entre o olho e a base da mandíbula

47- Área parocular inferior (machos)

- (0) com uma região polida conspícua, pelo menos da largura de um ocelo, contígua ao olho
- (1) sem diferenciação evidente na pontuação

48- Coloração da mandíbula

- (0) uniforme
- (1) heterogênea (base da mandíbula com cores metálicas)

49- Região intermediária da mandíbula

- (0) com uma pequena protuberância conspícua (Figura 7)
- (1) sem modificação

50- Glossa (machos)

- (0) atingindo, no máximo, E2; menos de 3x o comprimento do olho
- (1) ultrapassando E2; pelo menos 3x mais longa que o comprimento do olho

51- Glossa (aplicável somente para os terminais com estado 1 para o caráter 50)

(0) não alcançando E6

(1) atingindo e/ou ultrapassando E6

52- Porção ântero-lateral do mesoscuto

(0) sem uma área com coloração diferenciada (Figura 8)

(1) com uma área com coloração diferenciada (Figura 9)

Kimsey (1982) chamou esta região com coloração diferenciada de *scutal patches*.

53- Área com coloração diferenciada do mesoscuto (aplicável somente para os terminais com estado 1 para o caráter 52)

(0) contínua, ocupando toda a porção anterior do mesoscuto

(1) descontínua, sendo possível reconhecer uma pequena região em cada lado do mesoscuto

54- Área com coloração diferenciada do mesoscuto (aplicável somente para os terminais com estado 1 para o caráter 52)

(0) coberta por uma pilosidade clara que ocupa metade do mesoscuto

(1) coberta por pilosidade clara pouco desenvolvida

55- Pontuação da tégula

(0) pontos de dois diâmetros distintos; pontos bem grandes entre pontos pequenos

(1) sem diferenciação evidente entre o diâmetro dos pontos

56- Asas

(0) com coloração uniforme

(1) com a base distintamente mais escura que o ápice

57- Asas (aplicável somente para os terminais com coloração uniforme nas asas; estado 0 para o caráter 56)

(0) hialinas

(1) castanhas

(2) marrons

58- Escutelo

- (0) não projetado sobre o propódeo
- (1) bastante projetado; alcançando o propódeo

59- Escutelo (aplicável somente para os terminais com o escutelo projetado sobre o propódeo; ver caráter 58)

- (0) com o comprimento maior que metade da sua largura; maior que metade do comprimento do mesoscuto
- (1) comprimento sem atingir metade da sua largura

60- Escutelo

- (0) com um sulco bastante pronunciado na região média
- (1) sem um sulco pronunciado na região média

61- Escutelo

- (0) com dois sulcos laterais (um de cada lado do escutelo, entre a região média e o limite lateral) (figura 10)
- (1) sem sulcos laterais

62- Pontuação do escutelo

- (0) uniforme
- (1) com pontos de tamanhos distintos

63- Pontuação do escutelo

- (0) esparsa; possível verificar espaço entre os pontos
- (1) densa; pontos contíguos e bastante profundos

64- Escutelo em vista posterior (aplicável apenas para os terminais com escutelo projetado sobre o propódeo, caráter 58)

- (0) bastante largo
- (1) laminar

65- Tíbia média

- (0) sem área aveludada conspícua na face anterior
- (1) com área aveludada conspícua na face anterior

66- Tíbia média (K1987/8; MS2004/19)

- (0) apresentando projeção apicolateral
- (1) sem apresentar projeção apicolateral

67- Tíbia média (MS2004/17)

- (0) apresentando lamela
- (1) sem apresentar lamela

68- Área aveludada da tíbia média (K1987/7) (aplicável somente para os terminais que apresentam a tíbia média com uma área aveludada na superfície anterior; caráter 65-1)

- (0) com um arco de cerdas na superfície interna da tíbia
- (1) sem este arco de cerdas

69- Área aveludada anterior da tíbia média (aplicável somente para os terminais com arco de cerdas na tíbia média; caráter 68)

- (0) em contato com o arco de cerdas da superfície interna da tíbia média
- (1) sem atingir o arco de cerdas da superfície interna da tíbia média

70- Área aveludada anterior da tíbia média (aplicável somente para os terminais com tíbia média modificada; caráter 65-1)

- (0) nitidamente sem alcançar metade do tamanho da área aveludada posterior
- (1) maior que metade do tamanho da área posterior

71- Tíbia média (machos) (aplicável somente para os terminais com tíbia média modificada; caráter 65-1)

- (0) com um sulco separando os lobos anteriores e posteriores da área aveludada
- (1) lobos anteriores e posteriores contíguos, sem um sulco entre eles

72- Margem lateral da área aveludada anterior da tíbia média (machos) (aplicável somente para os terminais com a tíbia média modificada; caráter 65)

(0) reta

(1) dirigida para o limite proximal da tíbia média

73- Ápice da tíbia média (machos) após a área aveludada posterior (aplicável apenas para os terminais com a tíbia média modificada; caráter 65)

(0) com um ângulo bastante conspícuo (figura 11)

(1) com angulação bastante suave

74- Limite lateral da tíbia média (machos) em vista anterior (aplicável apenas para os terminais com a tíbia média modificada; caráter 65)

(0) sem angulação severa

(1) com um ângulo pronunciado na metade apical

75- Região entre a área aveludada anterior e o arco de cerdas da tíbia média (aplicável somente para os terminais onde a área aveludada não alcança o arco de cerdas; estado 1 para o caráter 69)

(0) sem diferenciação evidente

(1) fortemente escavado

76- Área aveludada anterior da tíbia posterior (aplicável para os terminais com tíbia média modificada; caráter 65)

(0) com a metade distal com pêlos mais claros que a metade basal

(1) sem diferenciação evidente entre a pilosidade da área aveludada

(2) com a metade proximal com pêlos mais claros

77- Basitarso da perna média (machos)

(0) sem uma projeção lateral na área proximal

(1) com uma projeção lateral na área proximal

78- Pulosidade do basitarso da perna média (machos)

(0) diferenciada e muito densa na face externa do basitarso

(1) sem diferenciação evidente na pilosidade do basitarso

79- Cor da pilosidade da face externa do basitarso da perna média (machos) (aplicável somente para

os terminais com estado 0 para o caráter 78)

(0) marrom

(1) amarela

80- Tíbia posterior das fêmeas (K1987/6; MS2004/28)

(0) alongada, pelo menos duas vezes mais longa que larga

(1) menos que duas vezes mais longa que larga

81- Tíbia posterior dos machos

(0) sem modificações

(1) entumescida, apresentando uma fenda conspícua (área glandular)

Os machos de *Euglossina* armazenam compostos aromáticos nas tíbias posteriores através destas fendas. O estado (1) é uma sinapomorfia para a subtribo *Euglossina* (ver Kimsey 1982; Michel-Salz et al. 2004).

82- Fenda da tíbia posterior dos machos (K1987/14; E1999/6; MS2004/23; AS2007/6)

(0) estreito, encurvado na base

(1) largo e ovóide

*Eufriesea* e *Eulaema* apresentam fendas largas e ovóides (1), enquanto em *Euglossa*, *Exaerete* e *Aglae* as fendas são estreitas e encurvadas na base. Kimsey (1987), Engel (1999) e Anjos-Silva et al. (2007) interpretaram que, em *Aglae*, a fenda é ovóide, sendo (1) o estado deste caráter para o gênero anteriormente citado. Aplicável somente para os terminais com a tíbia posterior apresentando uma fenda conspícua (estado 1 para o caráter anterior).

83- Forma da margem apical da tíbia posterior dos machos

(0) arredondada

(1) pontiaguda

A espécie de *Bombus* (grupo externo), *Euglossa*, *Exaerete* e *Aglae* estudadas apresentam a margem apical da tíbia arredondada (0); em *Eufriesea* e *Eulaema*, a margem é bastante pontiaguda. Kimsey (1987) considera que a margem apical da tíbia em *Aglae* é truncada. A margem pontiaguda da tíbia posterior dos machos é uma sinapomorfia para o clado *Eulaema* + *Eufriesea* (ver Michel-Salz et al. 2004; Oliveira 2006).



84- Tíbia posterior (machos)

(0) com protuberância conspícua acima dos esporões tibias

(1) sem protuberância distinta

85- Tíbia posterior (aplicável somente para os terminais com protuberância acima dos esporões tibiais; estado 0 para o caráter 84)

(0) com uma única protuberância

(1) com duas protuberâncias

86- Tíbia posterior (machos)

(0) com uma mancha marrom na superfície externa

(1) sem uma mancha marrom na superfície externa

87- Região média do ápice da tíbia posterior (fêmeas)

(0) com fímbrias conspícuas e diferenciadas

(1) sem diferenciação evidente na pilosidade

88- Número de fímbrias no ápice da tíbia superior (aplicável somente para os terminais com fímbria diferenciada no ápice da tíbia posterior; estado 0 para o caráter 87)

(0) uma (figura 13)

(1) duas

(2) quatro (figura 12)

89- Pontuação da região posterior da tíbia posterior dos machos, acima da fenda tibial (aplicável para os terminais com tíbia posterior modificada; caráter 81)

(0) com pontos bastante alongados, formando pequenos sulcos

(1) pontos sem diferenciação evidente

90- Região posterior da tíbia posterior, acima do órgão tibial (machos; aplicável somente para os terminais com tíbia bastante modificada, estado 1 para o caráter 81)

(0) apresentando uma pequena cavidade bastante diferenciada dos pontos circundantes

(1) sem qualquer cavidade distinta

91- Limite entre a face lateral da tíbia posterior e o órgão tibial

(0) com uma área plana separando o órgão tibial da face lateral da tíbia

(1) sem nenhuma área diferenciada separando o órgão tibial da face lateral da tíbia

92- Limite entre a face lateral da tíbia posterior (machos) e a borda lateral do órgão tibial (aplicável apenas para os terminais com estado 0 para o caráter 91)

(0) com um degrau pronunciado (figura 14)

(1) bastante suave

93- Área plana separando o órgão tibial da face lateral da tíbia (aplicável somente para os terminais com estado 0 para o caráter 91)

(0) bastante larga; pelo menos do diâmetro de um ocelo

(1) estreita; bem menor que o diâmetro de um ocelo

94- Pilosidade na margem posterior da tíbia posterior (ao lado do órgão tibial) (aplicável somente para os terminais com estado 1 para o caráter 82)

(0) pêlos claros

(1) pêlos escuros

95- Projeção da superfície posterior da tíbia posterior sobre o órgão tibial (aplicável somente para os terminais com estado 1 para o caráter 82)

(0) arredondada

(1) pontiaguda

96- Margem pontiaguda do ápice da tíbia posterior (aplicável somente para os terminais com estado 1 para o caráter 83)

(0) na forma do vértice de um triângulo

(1) encurvada e direcionada para baixo

97- Margem pontiaguda do ápice da tíbia posterior (aplicável somente para os terminais com estado 1 para o caráter 96)

(0) mais larga do que longa

(1) bastante aguda; mais longa do que larga

98- Margem inferior do basitarso da perna posterior

(0) quase plana, sem uma reentrância bem definida na área medial

(1) com uma reentrância conspícua na área média, formando duas projeções distintas

99- Ápice do basitarso da tíbia posterior (fêmeas) (aplicável somente para os terminais com o basitarso da tíbia posterior recortado; estado 1 para o terminal 98)

(0) com a porção anterior ao recorte maior que a posterior

(1) com a porção posterior ao recorte maior que a anterior

100- Comprimento do quinto tarsômero da perna posterior (MS2004/29)

(0) igual ao do quinto tarsômero da perna média

(1) menor que o do quinto tarsômero da perna média

(2) maior que o do quinto tarsômero da perna média

101- Coloração do abdômen

(0) uniforme; todos os tergos com a mesma cor

(1) tergos com cores diferentes

102- Coloração do abdômen (aplicável somente para os terminais apresentando tergos com cores diferentes; estado 1 para o caráter 101)

(0) primeiro e segundos tergos com a mesma cor

(1) primeiro e segundo tergos com cores diferentes

103- Pilosidade de T1 (machos)

(0) pêlos da região média de T1 com pêlos mais compridos que os de T2

(1) sem diferenciação evidente entre o tamanho dos pêlos na região média de T1 e T2

104- T2

(0) com duas faixas conspícuas com cores e pilosidade diferentes entre si

(1) sem diferenciação aparente

105- T2

(0) com pêlos mais compridos na lateral do tergo que em sua região média

(1) sem diferenciação evidente entre o tamanho dos pêlos

106- T7 (machos)

(0) com um recorte conspícuo na região média

(1) sem recorte

107- Recorte de T7 (aplicável somente para os terminais com o tergo recortado; estado 0 para o caráter 106)

(0) bastante pronunciado (figura 15)

(1) pouco pronunciado (figura 16)

108- Pilosidade de E6 (fêmeas)

(0) pêlos curtos

(1) pêlos longos

109- Pilosidade de E6 (fêmeas)

(0) restrita à metade posterior do esterno

(1) ao longo de todo o esterno

110- Região anterior de E7 (ver Ospina-Torres 1998)

(0) sem lobos distintos

(1) bastante prolongada e com lobos distintos no ápice (figura 17)

111- Lobos de E7 (aplicável somente para os terminais com lobos distintos no E7; caráter 110)

(0) sem uma projeção distinta entre eles

(1) com uma projeção distinta entre eles

112- Lobos de E7 (aplicável somente para os terminais com lobos distintos no E7; caráter 110)

(0) comprimento do lobo maior que metade do comprimento do esterno (Fig. 51 de Kimsey 1982)

(1) comprimento do lobo menor que metade do comprimento do esterno

113- Ápice dos lobos de E7 (aplicável somente para os terminais com lobos distintos no E7; caráter

110)

(0) arredondado

(1) pontiagudo

114- Área entre os lobos de E7 (aplicável somente para os terminais com lobos distintos no E7; caráter 110)

(0) em forma de U

(1) plana

115- Área entre os lobos de E7 (aplicável somente para os terminais com lobos distintos no E7; caráter 110)

(0) indiferenciada

(1) com duas elevações próximas à base dos lobos

116- Lobos de E7 (aplicável somente para os terminais com lobos distintos no E7; caráter 110)

(0) alargados na região mediana

(1) sem um alargamento pronunciado na região mediana

117- Região intermediária dos braços de E7

(0) afinada

(1) sem diferenciação aparente

118- Lateral dos lobos de E7

(0) reta

(1) encurvada

119- Extremidade dos braços de E7 (machos)

(0) curva

(1) reta

120- Gonóstilo (K1982/10; MS2004/37)

(0) simples

(1) bilobado

121- Gonóstilo (em vista lateral) (aplicável somente para os terminais com o gonóstilo bilobado; caráter 120)

(0) com o lobo ventral maior que o dorsal

(1) com o lobo dorsal maior que o ventral

(2) com o lobo ventral e o dorsal subiguais

122- Superfície dorsal do lobo dorsal do gonóstilo (aplicável somente para os terminais com o gonóstilo bilobado; caráter 120)

(0) reta

(1) com uma sinuosidade pronunciada na metade superior

123- Base do lobo ventral do gonóstilo (aplicável somente para os terminais com o gonóstilo bilobado; caráter 120)

(0) duas vezes, pelo menos, mais largo que o ápice

(1) com largura uniforme ao longo do comprimento

124- Ápice do lobo ventral do gonóstilo (aplicável somente para os terminais com o gonóstilo bilobado; caráter 120)

(0) projetado além do limite da valva peniana

(1) sem se projetar além do limite da valva

125- Superfície lateral do lobo dorsal do gonóstilo (aplicável somente para os terminais com o gonóstilo bilobado; caráter 120)

(0) glabro

(1) piloso

126- Lobo dorsal do gonóstilo (aplicável somente para os terminais com gonóstilo bilobado; estado 1 para o caráter 120)

(0) bastante alargado na região média (figura 18)

(1) sem alargamento conspícuo na região média

127- Lobo dorsal da gonocoxa

- (0) maior que o lobo ventral da gonocoxa
- (1) menor que o lobo ventral da gonocoxa

#### 128- Dicromatismo sexual

- (0) ausente
- (1) presente

A interpretação dos estados de cada um dos caracteres, para os táxons empregados na análise filogenética, pode ser observada na tabela 1.

### 4.2. Hipóteses de relacionamento entre as espécies de *Eufriesea* Cockerell

A análise atribuindo pesos iguais aos caracteres resultou em uma única árvore, com comprimento de 414 passos (CI: 0,33; RI: 0,60). Esta árvore pode ser observada nas figuras 19 e 20, com otimização não-ambígua (Figura 19) e otimização acelerada dos caracteres (Figura 20). Os valores de suporte de Bremer para cada um dos clados encontram-se na árvore com otimização não-ambígua, acima do clado correspondente. A análise com pesagem implícita dos caracteres resultou, também, em uma única árvore mais parcimoniosa, com comprimento de 421 passos (CI: 0,33; RI: 0,59; ajuste total: 738,4). A topologia relacionada à esta análise pode ser encontrada nas figuras 21 e 22, com otimização não-ambígua (figura 21) e acelerada (figura 22) dos caracteres. A hipótese de relacionamento resultante da análise de inferência bayesiana (lnL: -1537,04) é apresentada na figura 23.

A monofilia de *Eufriesea* foi sustentada em todas as análises por ao menos três sinapomorfias e suporte de Bremer de três (Figuras 19-22) e probabilidade posterior de 96% na análise Bayesiana (Figura 23).

No que diz respeito às relações entre as espécies de *Eufriesea*, as análises apresentaram resultados significativamente diferentes. De uma forma geral, a topologia encontrada na análise de inferência bayesiana apresentou uma resolução bem menor que as advindas das análises de parcimônia. E com relação a estas análises, com pesagem igual e pesagem implícita dos caracteres, os clados encontrados em cada uma delas foram bastante diferentes em alguns casos. Alguns agrupamentos, entretanto, estiveram presentes nos resultados das três análises realizadas: **clado 1**: *E. pulchra*, *E. lucifera* e *E. aeneiventris*; **clado 5**: *E. excellens*, *E. chrysopyga* e *E. rufocauda*; **clado**

**6:** *E. corusca* e *E. rugosa*; **clado 8:** *E. flaviventris*, *E. surinamensis*, *E. mexicana*, *E. duckei*, *E. fallax*, *E. elegans*, *E. ornata* e *E. schmidtiana*; **clado 9:** *E. mussitans*, *E. mariana* e *E. violascens*; **clado 10:** *E. superba* e *E. concava*. Outros dois clados importantes apareceram apenas nas análises de inferência bayesiana e na de parcimônia com pesagem dos caracteres: **clado 11:** *E. auripes*, *E. convexa* e *E. vidua*; e **clado 12:** *E. anisochlora*, *E. macroglossa*, *E. venusta* mais as espécies do clado 3.

As espécies de *Eufriesea* sensu Moure (1967) (*E. pulchra* e *E. lucifera*), juntamente com *E. aeneiventris*, formaram o clado irmão das demais espécies do gênero – *Euplusia* sensu Moure (1967) – nas análises de parcimônia. A monofilia das espécies de “*Euplusia*” sensu Moure (com exceção de *E. aeneiventris*) foi sustentada por quatro sinapomorfias, tanto na análise com pesagem igual (valor de suporte de Bremer de cinco passos) quanto na com pesagem implícita dos caracteres (com otimização não-ambígua). Na otimização acelerada, a monofilia deste clado foi sustentada por cinco sinapomorfias, em ambos os casos.

Os resultados encontrados nas análises de parcimônia, com pesagem igual e pesagem implícita dos caracteres, mostraram-se bastante diferentes em alguns aspectos. O primeiro deles diz respeito à identidade da espécie-irmã das demais *Euplusia* sensu Moure (1967). Na análise com pesagem igual, *E. laniventris* aparece nesta posição, e a monofilia das demais espécies de *Euplusia* sensu Moure (1967) é sustentada por três caracteres (uma sinapomorfia e duas homoplasias). Na análise com pesagem implícita, entretanto, *E. caerulescens* aparece como espécie-irmã das demais *Euplusia* sensu Moure (1967) e, neste caso, três sinapomorfias sustentam a monofilia do agrupamento. Outra diferença importante é a do arranjo dos grandes clados de *Euplusia* sensu Moure (1967) encontrado nas duas análises. Na análise com pesagem igual dos caracteres, dois grandes clados podem ser percebidos: o primeiro (**clado 2**) composto por terminais dos grupos VI, VIII, IX, XI e XII propostos por Kimsey (1982), além de *E. purpurata* (grupo VII), e que aparece como grupo irmão de um clado composto por terminais dos grupos I, II, III (com exceção de *E. laniventris*), IV, V e X de Kimsey (1982) (**clado 3**). Na análise com pesagem implícita, entretanto, grande parte dos terminais que apareciam na análise com pesagem igual mais proximamente relacionados no **clado 2**, estão mais relacionados às espécies do que seria o **clado 3** na análise anterior. Em sendo assim, um pequeno clado (**clado 12**) formado por *E. anisochlora* (grupo XII de Kimsey 1982), *E. macroglossa* e *E. venusta* (grupo VI), *E. rufocauda* (grupo XI), *E. excellens* (grupo IX) e *E. chrysopyga* (grupo XI) desponta como grupo irmão de um grande agrupamento composto pela maior parte das espécies de *Euplusia* sensu Moure analisadas (**clado 13**).



Quanto ao teste da monofilia dos grupos de espécies propostos por Kimsey (1982), apenas quatro deles mostraram-se monofiléticos nas três análises realizadas: grupo **ornata** (II), **superba** (IV), **rugosa** (VIII) e **mussitans** (X). Além destes casos, a monofilia do grupo **chrysopyga** (XI) foi recuperada na análise com pesagem igual de caracteres e a do grupo **macroGLOSSa** (VI) na análise com pesagem implícita.

## 5. DISCUSSÃO

Uma primeira consideração que merece ser feita com respeito aos resultados encontrados neste trabalho é a do nível de homoplasias observadas nas topologias apresentadas e o baixo valor do índice de consistência (Kluge & Farris 1969) encontrado. Ainda nesta direção, muitos dos agrupamentos hipotetizados, em pontos variados dos cladogramas, apareceram sustentados apenas por estados de caráter homoplásicos.

O índice de consistência sempre foi utilizado como padrão de comparação entre os níveis de homoplasia em diferentes estudos. Ainda que o índice de consistência apenas avalie a quantidade global de caracteres homoplásicos em uma determinada filogenia, a simplicidade e uso generalizado deste índice fez dele uma escolha óbvia para a comparação de conjuntos de dados (Archie 1989; Sanderson & Donoghue 1989). E, desta forma, a quantidade de homoplasia existente em um determinado cladograma passou a ser usualmente considerada como inversamente proporcional à qualidade de uma determinada hipótese e do conjunto de dados à ela associado (Klassen et al. 1991; ver Brandley et al. 2009). Uma simples análise dos índices de consistência das filogenias disponíveis, entretanto, é suficiente para verificar que caracteres homoplásicos são comuns em análises de parcimônia (Luckow & Bruneau 1997). Quantidades grandes de homoplasia afetam, de forma severa, a acurácia dos métodos filogenéticos (Huelsenbeck 1995; Swofford et al. 2001). Espera-se, entretanto, que os caracteres homólogos produzam um sinal filogenético suficientemente forte capaz de sobrepujar o ruído ocasionado por caracteres homoplásicos (Hillis 1991; de Pinna 1991; Brower & Schawaroch 1996). Não se deve perder de vista que, em alguns casos, as análises de parcimônia serão inconsistentes (Felsenstein 1978); nestas circunstâncias, à medida que mais caracteres sejam somados à análise, mais os resultados irão convergir em uma topologia errada.

Em que pese o fato de que uma homoplasia possa ser entendida como a rejeição de uma hipótese inicial de homologia (ver Sanderson & Donoghue 1989; de Pinna 1991; Brower &

Schawaroch 1996), a categorização da evidência associada a um caráter em homoplasia ou homologia (sinapomorfia) é totalmente dependente do acúmulo de dados; nenhuma sinapomorfia [ou homoplasia] é comprovadamente falsa ou verdadeira (ver de Pinna 1991). Cladogramas são, assim, aceitos provisoriamente, como a melhor forma de explicar o conjunto de dados disponíveis (Brower & Schawaroch 1996). E argumenta-se que uma explicação mais parcimoniosa para os dados seja mais favorável mesmo em cenários onde a homoplasia seja abundante (Farris 1983). O objetivo principal deve ser o de privilegiar o poder explicativo de uma hipótese filogenética, independentemente da quantidade de homoplasia nos dados (Luckow & Bruneau 1997).

A comparação de valores de índice de consistência (e dos níveis de homoplasia) também só faz sentido quando envolver um número similar de caracteres, uma mesma fonte de dados (morfológica ou molecular) e um mesmo grupo biológico; não há razão para assumir que árvores advindas de análises de grupos diferentes exibam os mesmos níveis de homoplasia. O baixo índice de consistência de um determinado cladograma poderia estar simplesmente relacionado à ocorrência de altos níveis de homoplasia na evolução do grupo em questão, não significando que esta hipótese seja ruim (Diogo 2007; ver Marques & Gnaspini 2001; Mueller et al. 2004).

Neste contexto, é possível comparar o índice de consistência das hipóteses apresentadas neste capítulo com os resultados de Oliveira (2000; 2006) que estudou as relações filogenéticas entre as espécies do gênero *Eulaema* Lepeletier (o gênero irmão de *Eufriesea*; ver capítulo 1; Michel-Salzat et al. 2004; Oliveira 2006). O valor de IC (0,79) associado ao cladograma apresentado por Oliveira (2006) é, a primeira vista, bem maior que o encontrado neste capítulo. Algumas considerações, entretanto, devem ser realizadas. A primeira delas diz respeito ao número de táxons estudados, 28 por Oliveira (2006) e 38 no presente trabalho. É sabido que existe uma relação direta entre o número de táxons incluídos em uma análise e a quantidade de homoplasia detectada neste cenário através do índice de consistência (Sanderson & Donoghue 1989). O número de terminais poderia ser, então, a primeira justificativa para a disparidade nos valores de índice de consistência. Deve ser levado em conta, entretanto, que Oliveira (2006) utilizou, em suas análises, todas as espécies de *Eulaema* descritas à época, enquanto neste trabalho foram estudadas 60% das espécies conhecidas de *Eufriesea*. Esta proporção de terminais do gênero *Eufriesea*, entretanto, parece ser suficiente para garantir uma boa inferência das relações filogenéticas das espécies do gênero: a porcentagem de táxons amostrados dentro de um determinado grupo taxonômico parece ser muito mais importante que o número absoluto de terminais (Hillis 1998; Heath et al. 2008) e, muito embora não exista um número “mágico” de terminais para ser seguido, 60% parece ser um

número razoável quando comparado com outros estudos tratando da filogenia de gêneros especiosos (Heath et al. 2008 e referência citadas). Soma-se a esta questão o fato que a amostragem reduzida de espécies bastante próximas não seria muito problemática para a reconstrução de filogenias (Poe 1998) e que a escolha dos terminais no presente estudo levou em consideração a distribuição das espécies e a representatividade da diversidade do grupo a partir dos grupos de espécies propostos por Kimsey (1982) (ver Prendini 2001). O efeito da inclusão de mais espécies do gênero nas hipóteses de relacionamento das espécies de *Eufriesea*, entretanto, não pode ser descartado. A inclusão de táxons adicionais em uma análise filogenética poderá trazer efeitos diretos na acurácia da hipótese proposta diluindo a concentração de homoplasias em diferentes ramos ao longo da topologia (Heath et al. 2008). E mesmo que ocorra o contrário, um aumento da quantidade geral de homoplasia na topologia com a adição de novos táxons (Sanderson & Donoghue 1989) deve-se levar em conta que o número de terminais é um dos determinantes da acurácia de uma filogenia (Ranalla et al. 1998; DeBry 2005). E a possibilidade de aumento de acurácia da filogenia deve ser privilegiada em detrimento de um possível decréscimo no índice de consistência e quantidade de homoplasia (ver Heath et al. 2008).

O número de caracteres utilizado nas nossas análises (128 contra 22 de Oliveira 2006) também pode ter relação com o baixo índice de consistência encontrado. Apesar de ser claro que a adição de caracteres incompatíveis em um conjunto de dados esteja diretamente relacionada ao número de caracteres utilizados em uma matriz, o efeito da adição de caracteres na quantidade de homoplasia de uma determinada hipótese filogenética não é claro; o índice de consistência pode tanto aumentar quanto diminuir dependendo da distribuição destes novos caracteres entre os táxons considerados (Sanderson & Donoghue 1989). E esta consideração repousa no fato de que uma sinapomorfia ou homoplasia só será detectada após o teste das hipóteses primárias de homologia (de Pinna 1991; ver Brower & Schawaroch 1996). De qualquer forma, o emprego de um maior número de caracteres deve ser defendido de outra forma: a razão para a adição de caracteres não seria o aumento do índice de consistência, mas sim o fato que a convergência na filogenia mais adequada se tornaria mais tangível quando mais caracteres fossem adicionados à matriz em questão (Sanderson & Donoghue 1989; ver Felsenstein 1978). Além disso, a maior inclusão possível de dados resultaria em um teste mais robusto das relações filogenéticas de um grupo (Kluge 1997a; ver O'Leary et al. 2003).

O nível taxonômico de uma análise filogenética também pode ser considerado quando da discussão da quantidade de homoplasia existente em um determinado conjunto de dados. Alguns

autores sugerem que homoplasias seriam mais comuns em níveis taxonômicos mais baixos, uma vez que organismos muito relacionados seriam muito similares e, assim, mais sujeitos a respostas paralelas a pressões seletivas semelhantes (Sanderson & Donoghue 1989; ver Mueller et al. 2004; Engstrom et al. 2004). Entretanto, uma resposta definitiva neste sentido não existe e, aparentemente, os níveis de homoplasia independem do nível taxonômico considerado (p. ex. Sanderson & Donoghue 1989).

Outra discussão pertinente em relação a caracteres homoplásicos é a da utilização de pesagem dos caracteres como forma de reduzir o efeito de caracteres homoplásicos nas topologias. Autores em favor da pesagem de caracteres defendem que caracteres mais homoplásicos são menos confiáveis (Goloboff et al. 2008) e, assim, a pesagem de caracteres seria uma boa alternativa para a análise de caracteres em análises de parcimônia (Farris 1969; Goloboff 1993; Goloboff 1997). Muitas críticas (p. ex. Turner & Zandee 1995; Kluge 1997b) ao método de pesagem dos caracteres usaram como justificativa o argumento que, sob pesagem, a hipótese de relacionamento encontrada seria menos parcimoniosa que as que seriam encontradas com pesagem igual dos caracteres. Goloboff et al. (2008) rediscutem todas estas questões e rebatem a argumentação destes autores citando o trabalho de Farris (1983) que a parcimônia não é restrita a pesos iguais nos caracteres e que a pesagem faz sentido quando determinados caracteres representarem uma evidência mais forte que outros. Deve ser lembrado, entretanto, que a pesagem de caracteres permeia a prática de estudos filogenéticos: a própria construção de caracteres já pode ser considerada um tipo de pesagem, estipulando peso zero para as características não avaliadas (Melo 1999).

A topologia resultante da análise com pesagem dos caracteres, que posiciona *Eufriesea caerulescens* como grupo irmão das demais espécies de *Euplusia* sensu Moure (1967) (com exceção de *E. aeneiventris* que está mais proximamente relacionada às espécies de *Eufriesea* sensu Moure 1967, ver resultados) é concordante com o resultado encontrado para as espécies de *Eufriesea* incluídas nas análises de máxima verossimilhança e inferência bayesiana de cinco genes (capítulo 1). O mesmo resultado foi encontrado por Darveau et al. (2005) analisando apenas o gene citocromo B, na única hipótese filogenética prévia tratando do relacionamento das espécies de *Eufriesea* (seis espécies incluídas).

O valor de caracteres morfológicos na proposição de filogenias já foi criticado devido à susceptibilidade da morfologia à convergência na evolução de caracteres fortemente selecionados (p. ex. Hillis 1987; Sanderson & Donoghue 1989; Ickert-Bond et al. 2007). É sugerido que caracteres adaptativos sejam mais convergentes ou homoplásicos que outros caracteres e que sua inclusão em

uma análise de parcimônia poderia ocasionar erros na topologia; entretanto, caracteres associados à adaptação poderiam tanto ser mais conservados quanto mais lábeis que outros caracteres quaisquer (Luckow & Bruneau 1997). Características relacionadas aos padrões de coloração estão envolvidas em muitas interações intra e interespecíficas, incluindo reconhecimento sexual, mimetismo, coloração disruptiva e camuflagem (Areekul & Quicke 2006). É esperado que padrões de coloração relacionados ao aposematismo e mimetismo mülleriano ou batesiano não evoluam da mesma forma que outros caracteres morfológicos e coloração não relacionada ao mimetismo; assim, em havendo uma pressão seletiva relacionada à manutenção de certos padrões de coloração, seria esperado que estas características (cores) não evoluíram de forma independente umas das outras (Quicke 1992).

Esta questão é particularmente importante no presente caso, uma vez que algumas espécies de *Eufriesea* estão aparentemente envolvidas em anéis miméticos müllerianos com espécies do gênero *Eulaema* (Dressler 1979; ver Nemésio 2007). De acordo com Dressler (1979), nos casos em que o mimetismo envolvesse espécies destes dois gêneros, as espécies de *Eulaema* seriam os modelos enquanto espécies de *Eufriesea* seriam os miméticos, uma vez que as espécies de *Eulaema* são ativas durante praticamente o ano todo, enquanto as de *Eufriesea* são muito mais restritas temporalmente. O primeiro anel mimético envolveria três espécies de *Eulaema* (*Eulaema seabrai*, *E. meriana* e *E. bombiformis*) e duas de *Eufriesea* (*Eufriesea ornata* e *Eufriesea limbata* Mocsary, 1897). Kimsey (1982) incluiu *E. limbata* no grupo **ornata**, juntamente com *E. ornata*, *E. schmidtiana* e *Eufriesea pretiosa* (Friese, 1903). A não inclusão de *E. limbata* em nossas análises, entretanto, inviabiliza qualquer comentário no relacionamento entre esta espécie e *E. ornata*, a outra envolvida neste primeiro anel mimético. O segundo possível anel mimético, envolveria espécies de *Eulaema* (*E. polychroma* e *E. mocsaryi*) e várias espécies de *Eufriesea*: “there are about 20 species of *Euplusia* which show essentially the same pattern [de coloração], including the relatively common *E. concava*, *E. mexicana*, *E. mussitans*, and *E. surinamensis*. It is quite feasible that many of these are mimetic with each other and with *Eulaema polychroma* and/or *Eulaema mocsaryi*” (Dressler 1979: 145). Todas as espécies de *Eufriesea* citadas por Dressler (1979), neste segundo caso, apresentam o mesmo padrão de coloração no metassoma: o primeiro tergo bastante escuro e os demais amarelos (com pequenas variações nesta cor). Na análise com pesagem implícita dos caracteres, todas as espécies com este padrão de coloração no abdômen fazem parte de um mesmo clado, sustentado por apresentar: (7[0]) rampas oclares bastante desenvolvidas e avançadas em direção à frente; (13[0]) frente com uma faixa polida bastante evidente; (28[1]) pilosidade da lateral do clípeo escura; (107[0]) recorte do sétimo tergo bastante pronunciado. Quando os caracteres são otimizados de forma acelerada nesta topologia, duas novas sinapomorfias aparecem sustentando o

agrupamento: (69[0]) área aveludada anterior da tíbia média em contato com o arco de cerdas; e (109[0]) pilosidade do sexto esterno (fêmeas) restrita à metade posterior do esterno. Vale ressaltar que todas estas espécies também apresentam um tamanho de corpo bastante robusto e pilosidade geralmente desenvolvida no metassoma e mesossoma, sendo chamadas de “*Eulaema-like bees*” por Nemésio (2009) (ver também Kimsey 1982). De todas as espécies deste clado, apenas quatro (todas em posição derivada) não apresentam a coloração neste padrão: *E. ornata*, *E. schmidtiana*, *E. violascens*, *E. elegans*, e *E. mariana*. E de todas estas cinco espécies, quatro parecem fazer parte de outros anéis miméticos: *E. ornata*, como dito anteriormente, parece estar relacionada ao primeiro anel mimético descrito (com *Eulaema seabrai*, *E. meriana* e *E. bombiformis*); *E. schmidtiana*, a espécie irmã de *E. ornata* nas nossas análises, apresenta um padrão de coloração no abdômen bastante próximo ao de *E. ornata* e não seria difícil sugerir que esta espécie pudesse fazer parte deste mesmo anel mimético; *E. violascens*, que apresenta o integumento de todo o corpo bastante escuro, poderia, segundo Dressler (1979) fazer parte de um anel composto por *Eulaema nigrita*, *Eufriesea auriceps* (Friese, 1899) e *Eufriesea venezolana* (Schrottky, 1913); *E. elegans*, que apresenta o segundo tergo com dois tons de marrom, poderia participar de um anel mimético que envolveria *Eulaema cingulata*, *Eulaema bomboides*, *Eufriesea dressleri* (Kimsey, 1977) e *Eufriesea eburneocincta* (Kimsey, 1977) (Dressler 1979). Interessante notar que Friese (1899), em sua monografia das espécies de *Euglossa* (que naquele momento incluía as espécies de *Eulaema* e *Eufriesea*), alocou *Eufriesea surinamensis* e *Eulaema mocsaryi* em um mesmo grupo de espécies (*gruppe surinamensis* do subgênero *Eulema*) e, da mesma forma, *Eufriesea ornata*, *Eulaema meriana* (como *Euglossa (Eulema) dimidiata* Fabricius, 1793) e *Eulaema bombiformis* também foram reunidas em um mesma agrupamento (*gruppe fasciata* do subgênero *Eulema*) (ver Nemésio 2007).

Brower et al. (1963) sugeriram um modelo em que os padrões de coloração relacionados ao mimetismo mülleriano não seriam perdidos em espécies proximalmente relacionados, havendo uma restrição para a mudança nestas características e retenção de características ancestrais, uma vez que a seleção poderia beneficiar os portadores do padrão mimético (ver Brower 1996; Mallet et al. 1996; Machado & Araujo 2001; Machado et al. 2004). A existência de uma restrição desta natureza seria uma boa explicação para o fato de que as espécies de *Eufriesea* deste clado cujo padrão de coloração do metassoma “fugiu” da característica original do clado (primeiro tergo escuro e demais tergos claros) também estejam envolvidos em outros anéis miméticos.

Como comentado por Nemésio (2007), nenhuma informação tratando de quais pressões

seletivas estariam relacionadas com a existência dos anéis miméticos propostos por Dressler (1979) foi apresentada até o momento. É razoável acreditar que os resultados apresentados aqui – sugerindo que as espécies de *Eufriesea* envolvidas nestes anéis constituam agrupamentos monofiléticos – possam contribuir para o entendimento destas questões, ainda mais se for considerado o fato que a maior parte das sinapomorfias sustentando estes agrupamentos não esteja relacionada à coloração dos terminais envolvidos (ver Luckow & Bruneau 1997). Entretanto, é importante ressaltar que o estudo da distribuição geográfica dos organismos envolvidos (os supostos modelos e seus miméticos), bem como a corroboração da hipótese de monofilia deste grupo de miméticos, através da adição de mais terminais dos grupos de espécies envolvidos (Heath et al. 2008), utilização de outras fontes de dados morfológicos (p. ex. caracteres de genitália; Song & Bucheli 2009) e, principalmente, a abordagem molecular da filogenia dos miméticos envolvidos, sejam de extrema relevância para o estudo deste problema. Afinal, não é possível descartar a hipótese que estes anéis miméticos não existam de fato em alguns casos (ver Nemésio 2007) e que, assim, os padrões de coloração estariam apenas refletindo a proximidade filogenética dos organismos envolvidos (no caso de miméticos dentro do mesmo gênero).

A fragilidade de alguns dos caracteres sugeridos por Kimsey (1982) para a definição de grupos pode ser percebida inclusive no que diz respeito ao gênero *Eufriesea* como um todo. De acordo com a autora (Kimsey 1982:15-16), “todas as espécies de *Eufriesea* compartilham as seguintes características, que as distinguem dos demais euglossíneos: fenda da tíbia posterior alcançando o ápice da tíbia; tíbia média dos machos com duas áreas aveludadas adjacentes; face metálica e sem a presença de máculas brancas; um número variável de cristas (carenas) no clípeo, raramente uma única central; fêmeas com corbícula”. Na diagnose do gênero (Kimsey 1982:18), outros caracteres são sugeridos (além dos já citados): clípeo com fossas tentoriais laterais; labro dos machos arredondado ou pontiagudo em vista lateral; gonóstilo bilobado. A análise destes caracteres, tendo em vista as hipóteses de filogenia existentes para a subtribo (p. ex. Michel-Salz et al. 2004; ver capítulo 1) permite verificar que a grande maior parte destes caracteres sugeridos para definir o gênero *Eufriesea* sejam, na realidade, simplesiomorfias. A partir da análise realizada neste capítulo, podemos acrescentar alguns caracteres, definindo o gênero *Eufriesea* com base nas seguintes sinapomorfias: (23[0]) limite inferior do clípeo (machos) em forma de arco pronunciado, com as bordas projetadas sobre o labro; (31[0]) fossa tentorial situada em uma depressão conspícua na borda do clípeo; (108[0]) pilosidade do sexto esterno, nas fêmeas, constituída por pêlos curtos; (120[0]) gonóstilo bilobado. Se for considerada a otimização acelerada dos caracteres, o número de sinapomorfias sustentando o gênero *Eufriesea* seria ainda maior (chegando a dez na análise com

pesagem implícita).

Um resultado importante encontrado nas nossas análises diz respeito ao posicionamento das espécies tratadas por Moure (1967) como *Eufriesea* e *Euplusia* (considerando este mesmo tratamento de Moure 1967 para as espécies que foram descritas posteriormente). Quando da proposição do gênero *Euplusia* (nome novo para *Plusia* Hoffmannsegg), Moure (1943) considerou que apenas *Eufriesea pulchra* deveria ser alocada no gênero *Eufriesea* e todas as demais espécies deveriam ser transferidas para *Euplusia*. *E. pulchra* permaneceu como a única espécie de *Eufriesea* sensu Moure até a descrição de *Eufriesea lucifera* Kimsey, 1977. A proximidade entre *E. pulchra* e *E. lucifera* foi corroborada pelos nossos resultados, e a monofilia deste agrupamento sustentada (análise com pesagem; otimização não ambígua) pela (32[1]) gena distintamente mais larga na região média; (79[0]) pilosidade da face externa do basitarso marrom; (116[0]) lobos do sétimo esterno alargados na região mediana; (119[0]) extremidade dos braços do sétimo esterno reta; (123[0]) base do lobo ventral do gonóstilo duas vezes, pelo menos, mais larga que o ápice; (126[0]) lobo dorsal do gonóstilo bastante alargado na região mediana. O valor considerável de suporte de Bremer (cinco passos) associado a este clado também deve ser considerado. Uma questão bionômica relevante considerando as diferenças entre *Eufriesea* sensu Moure e *Euplusia* sensu Moure diz respeito à nidificação de *E. lucifera*. Enquanto esta espécie constrói seu ninho apenas com resina (Kimsey 1982), as espécies de *Euplusia* sensu Moure se utilizam de material vegetal (pequenos pedaços de casca de madeira imersos em uma matriz de resina; Kimsey 1982; Kamke et al. 2008). Já *Euplusia* sensu Moure mostrou-se parafilético em relação à *Eufriesea* sensu Moure. *Eufriesea aeneiventris* apareceu mais proximamente relacionada ao clado (*E. pulchra* + *E. lucifera*) que às demais espécies de *Euplusia* sensu Moure. Como sugerido por Kimsey (1982), e reforçado por Nemésio (2009), *E. aeneiventris* não se assemelha a nenhuma outra espécie de *Eufriesea*, “sendo alocada no grupo **pulchra** por causa da presença de duas cristas afiadas sublaterais no clípeo e pela cabeça inteiramente verde acima do labro” (Kimsey 1982:35). Entretanto, o relacionamento de *E. aeneiventris* com o clado (*E. pulchra* + *E. lucifera*) foi sustentado por: (2[1]) cabeça distintamente mais larga que longa; (21[0]) escapo das fêmeas distintamente menor que o comprimento do clípeo; e (45[1]) pilosidade do labro (fêmeas) composta por pêlos grossos e finos misturados.

No cladograma com pesagem implícita dos caracteres, com otimização não-ambígua, o agrupamento das demais espécies de *Euplusia* sensu Moure (1967) (com exceção de *E. aeneiventris*) aparece sustentado pela (30[2]) sutura epistomal na forma de um “V” invertido;



(38[1]) carena medial do labro restrita à metade basal; (52[1]) porção anterior do mesoscuto com uma área com coloração diferenciada (os *scutal patches* de Kimsey 1982); (57[1]) asas castanhas; (60[0]) escutelo com um sulco pronunciado na região média; (74[1]) lateral da tíbia média com um ângulo pronunciado na metade apical; e (127[0]) lobo dorsal da gonocoxa maior que o lobo ventral. O valor do suporte de Bremer (cinco passos) associado a este clado também deve ser levado em consideração. E corroborando, como dito anteriormente, o resultado encontrado nas análises moleculares com cinco genes e de evidência total (capítulo 1) e os resultados de Darveau et al. (2005), *Eufriesea caerulescens* apareceu como a espécie irmã da maior parte das espécies de *Euplusia* sensu Moure. A monofilia do clado irmão de *E. caerulescens* foi corroborada pela (49[0]) presença de uma pequena protuberância conspícua na região intermediária da mandíbula; (68[0]) presença de um arco de cerdas na superfície interna da tíbia; (85[1]) tíbia posterior com duas protuberâncias acima do esporão tibial; e (124[1]) lobo ventral do gonóstilo sem se projetar além do limite da valva.

A proposição de grupos de espécies para as espécies de *Eufriesea* já havia sido realizada por Friese (1899) quando da proposição de *Eumorpha* como subgênero de *Euglossa*. Os grupos de *Eumorpha* seriam os seguintes: grupo **pulchra**, grupo **purpurata**, grupo **mariana** e grupo **violacea**. Além disso, algumas espécies de *Eufriesea*, à época consideradas como pertencentes ao subgênero *Eulema*, também foram distribuídas nos seguintes grupos: grupo **smaragdina**, grupo **fallax**, grupo **violascens**, grupo **elegans**, grupo **surinamensis** e grupo **fasciata**. E a divisão destes grupos foi feita, basicamente, levando em conta características relacionadas à diferença de coloração entre os tergos, a coloração geral do corpo, ou apenas do mesossoma ou do metassoma destas abelhas. Em que pese o fato que caracteres estruturais (p. ex. formato do labro, presença de carenas no clipeo, tamanho da glossa) também tenham sido levados em consideração, caracteres relacionados à cor de determinadas partes do corpo da espécie continuaram sendo os principais atributos que definiriam um determinado agrupamento: “*color is useful, especially that of the head, wings, hindtibia and terga*” (Kimsey 1982:10). Como explicitado pela própria propositora dos grupos de espécies (Kimsey 1982:18-9), “*some species do not fit all of the characteristics listed below as definitive for the group in which they are placed. These species are assigned to a group because they share a preponderance of characteristics with other species in the group*”. Desta forma, não é surpreendente que apenas cinco dos doze grupos de espécies propostos por Kimsey (1982) tenham sido hipotetizados como monofiléticos na análise de parcimônia com pesagem igual dos caracteres (grupos II, IV, VIII, X e XI), cinco na análise com pesagem implícita dos caracteres (II, IV, VI, VIII, X) e quatro (II, IV, VIII e X) na análise de inferência bayesiana.

Os resultados apresentados aqui estão longe de ser definitivos no que diz respeito à filogenia do gênero *Eufriesea*. Uma maior amostragem de táxons do gênero e a busca por novos caracteres e sinapomorfias que definam de forma mais apropriada os agrupamentos encontrados aqui e que ofereceriam, além disso, um teste às hipóteses aqui apresentadas, são necessários. A problemática dos anéis miméticos, bem como a quantidade dos níveis de homoplasia encontrados nos caracteres morfológicos amostrados neste trabalho, reforça a idéia de que uma abordagem das relações filogenéticas de *Eufriesea* a partir de dados moleculares seja de extrema relevância para que o estudo destas relações chegue a um panorama satisfatório.

## 6. CONCLUSÕES

Tendo em vista os resultados e a discussão aqui apresentados, é possível concluir que: (i) dos doze grupos de espécies propostos por Kimsey (1982), apenas seis se mostraram monofiléticos em alguma das análises empregadas: grupo **ornata**, grupo **superba**, grupo **macroglossa**, grupo **rugosa**, grupo **mussitans** e grupo **chrysopyga**; destes, apenas **ornata**, **superba**, **rugosa** e **mussitans** foram resgatados nas três análises empregadas; (ii) a monofilia de *Eufriesea* foi mais uma vez corroborada; (iii) a monofilia de *Eufriesea* sensu Moure (1967) foi confirmada; (iv) *Euplusia* sensu Moure (1967), entretanto, mostrou-se parafilético em relação à *Eufriesea* sensu Moure (1967), uma vez que *Eufriesea aeneiventris* mostrou-se mais proximamente relacionada ao clado (*E. pulchra* + *E. lucifera*) que às demais *Euplusia* sensu Moure.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anjos-Silva, E. J.; Engel, M. S. & S. R. Andena. 2007. Phylogeny of the cleptoparasitic bee genus *Exaerete* (Hymenoptera: Apidae). **Apidologie** 38: 1–7.
- Archie J. W. 1989. Homoplasy excess ratios: new indices for measuring levels of homoplasy in phylogenetics systematics and a critique of the consistency index. **Systematic Zoology** 38:253–268.
- Areekul, B. & D. L. J. Quicke. 2006. The use of colour characters in phylogenetic reconstruction. **Biological Journal of the Linnean Society** 88: 193–202.
- Ayala, R. & M. S. Engel. 2008. A new species of *Eufriesea* from Jalisco, México, with a key to Mexican species of the genus (Hymenoptera: Apidae). **Beiträge zur Entomology** 58: 227–237.
- Bennett, F. D. 1972. Observations on *Exaerete* spp. and their hosts *Eulaema terminata* and *Euplusia surinamensis* (Hymen., Apidae, Euglossinae) in Trinidad. **Journal of the New York Entomological**

- Brandley, M. C.; D. L. Warren; Leaché, A. D & J. A. McGuire. 2009. Homoplasy and clade support. **Systematic Biology** **58**:184–198.
- Bremer, K. 1994. Branch support and clade stability. **Cladistics** **10**: 295–304.
- Brower, A. V. Z. 1996. Parallel race formation and the evolution of mimicry in *Heliconius* butterflies: a phylogenetic hypothesis from mitochondrial DNA sequences. **Evolution** **50**: 195–221.
- Brower, A. V. Z. & V. Schawaroch. 1996. Three steps of homology assessment. **Cladistics** **12**: 265–272.
- Brower, L. P.; J. V. Brower & C. T. Collins 1963. Experimental studies of mimicry. 7. Relative palatability and Müllerian mimicry among Neotropical butterflies of the subfamily Heliconiinae. **Zoologica** **48**: 65–84.
- Cameron, S. A. 2004. Phylogeny and biology of Neotropical orchid bees (Euglossini). **Annual Review of Entomology** **49**: 377–404.
- Darveau, C. A.; P. W. Hochachka; K. C. Welch; D. W. Roubik & R. K. Suarez. 2005. Allometric scaling of flight energetics in Panamanian orchid bees: a comparative phylogenetic approach. **Journal of Experimental Biology** **208**: 3581–3591.
- de Pinna, M. C. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. **Cladistics** **7**: 367–394.
- DeBry, R. W. 2005. The systematic component of phylogenetic error as a function of taxonomic sampling under parsimony. **Systematic Biology** **54**: 432–440.
- Diogo, R. 2007. Homoplasies, consistency index and the complexity of morphological evolution: catfishes as a case study for general discussions on phylogeny and macroevolution. **International Journal of Morphology** **25**: 831–837.
- Dodson, C. H. & Frymire, G. P. 1961. Natural pollination of orchids. **Missouri Botanical Garden Bulletin** **49**: 133–152.
- Dodson, C. H.; R. L. Dressler; H. G. Hills & N. H. Williams. 1969. Biologically active compounds in orchid fragrances. **Science** **164**: 1243–1249.
- Dressler, R. L. 1978. An infrageneric classification of *Euglossa*, with notes on some features of special taxonomic importance (Hymenoptera; Apidae). **Revista de Biología Tropical** **26**: 187–198.
- Dressler, R. L. 1979. *Eulaema bombiformis*, *E. meriana*, and müllerian mimicry in related species (Hymenoptera: Apidae). **Biotropica** **11**: 144–151.
- Dressler, R. L. 1982. Biology of the orchid bees (Euglossini). **Annual Review of Ecology and Systematics** **13**: 373–394.
- Engel, M. S. 1999. The first fossil *Euglossa* and phylogeny of the orchid bees (Hymenoptera: Apidae, Euglossini). **American Museum Novitates** **3272**: 1–14.
- Engstrom, T. N.; Shaffer, H. B. & W. P. McCord. 2004. Multiple data sets, high homoplasy, and the phylogeny of softshell turtles (Testudines: Trionychidae). **Systematic Biology** **53**: 693–710.
- Farris, J. A. 1969. A successive approximations approach to character weighting. **Systematic Zoology** **18**:

374–385.

- Farris, J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis, p. 7–36. In: N. I. Platnick & V. A. Funk (eds.). **Advances in Cladistics**, vol. 2. New York, Columbia University Press.
- Felsenstein J. 1978. Cases in which parsimony and compatibility methods will be positively misleading. **Systematic Zoology** 27: 401–410.
- Forey, P. L. & I. J. Kitching. 2000. Experiments in coding multistate characters, p. 54–80. In: R. Scotland & T. Pennington (eds.). **Homology and systematics: coding characters for phylogenetic analysis**. London, Taylor & Francis.
- Friese, H. 1899. Monographie der Bienengattung *Euglossa* Latr. **Természetráji Füzetek** 22: 117–172.
- Gelman, A. & D. B. Rubin. 1992. Inference from iterative simulation using multiple sequences. **Statistical Science** 7: 457–472.
- Goloboff, P. A. 1993. Estimating character weights during tree search. **Cladistics** 9: 83–91.
- Goloboff, P. 1997. **Pee-Wee ver. 3.0**. Published by the author. Tucumán, Argentina.
- Goloboff, P. 1999. **Nona (No Name) ver. 2.0**. Published by the author. Tucumán, Argentina.
- Goloboff, P. A.; J. M. Carpenter; J. S. Arias & D. R. M. Esquivel. 2008. Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. **Cladistics** 24: 1–16.
- González, J. M. & M. A. Gaiani. 1989. New species of *Eufriesea* (Hymenoptera: Apidae) from Venezuela. **Journal of Tropical Biology** 37: 149–152.
- Hawkins, J. A.; C. E. Hughes & R. W. Scotland. 1997. Primary homology assessment, characters and character states. **Cladistics** 13:275–283.
- Heath, T. A.; S. M. Hedtke & D. M. Hillis. 2008. Taxon sampling and the accuracy of phylogenetic analyses. **Journal of Systematics and Evolution** 46: 239–257.
- Hillis, D. M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. **Annual Review of Ecology and Systematics** 18: 23–42.
- Hillis, D. M. 1991. Discriminating between phylogenetic signal and random noise in DNA sequences, p. 278–294. In M. M. Miyamoto & J. Cracraft (eds.). **Phylogenetic analysis of DNA sequences**. New York, Oxford University Press.
- Hillis, D. M. 1998. Taxonomic sampling, phylogenetic accuracy, and investigator bias. **Systematic Biology** 47: 3–8.
- Hinojosa-Díaz, I. A. & M. S. Engel. 2007. A new fossil orchid bee in colombian copal (Hymenoptera: Apidae). **American Museum Novitates** 3589: 1–7.
- Hinojosa-Díaz, I. & M. Engel. 2008. Juxtocellar structures in euglossine bees: a new character for corbiculate studies. **Beiträge für Entomologie** 57: 93–104.
- Huelsenbeck J.P. 1995. Performance of phylogenetic methods in simulation. **Systematic Biology** 44: 17–48.
- Huelsenbeck, J. P. & F. Ronquist. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogeny. **Bioinformatics** 17: 754–755.

- Ickert-Bond, S. M.; Pigg, K. B. & J. Wen. 2007. Comparative infructescence morphology in *Altingia* (Altingiaceae) and discordance between morphological and molecular phylogenies. **American Journal of Botany** **94**: 1094–1115.
- Kamke, R.; A. Zillikens; S. Heinle & J. Steiner. 2008. Natural enemies and life cycle of the orchid bee *Eufriesea smaragdina* (Hymenoptera: Apidae) reared from trap nests. **Journal of the Kansas Entomological Society** **81**: 101–109.
- Kimsey, L. S. 1977. New species in the genera *Euplusia* and *Eufriesia*. **Pan-Pacific Entomologist** **53**: 8–18.
- Kimsey, L. S. 1979. Synonymy of the genus *Euplusia* Moure under *Eufriesia* Cockerell. **Pan-Pacific Entomologist** **55**: 126.
- Kimsey, L. S. 1982. Systematics of bees of the genus *Eufriesea* (Hymenoptera: Apidae). **University of California Publications in Entomology** **95**: 1–125.
- Kimsey, L. S. 1987. Generic relationships within the Euglossini (Hymenoptera: Apidae). **Systematic Entomology** **12**: 63–72.
- Klassen, G. J.; R. D. Mooi & A. Locke. 1991. Consistency indices and random data. **Systematic Zoology** **40**: 446–457.
- Kluge, A. G. 1997a. Testability and the refutation and corroboration of cladistic hypotheses. **Cladistics** **13**: 81–96.
- Kluge, A. G. 1997b. Sophisticated falsification and research cycles: consequences for differential weighting in phylogenetic systematics. **Zoologica Scripta** **26**: 349–360.
- Kluge, A. G. & J. S. Farris. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of Anurans. **Systematic Zoology** **18**: 1–32.
- Lewis, P. O. 2001. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. **Systematic Biology** **50**: 913–925.
- Luckow, M. & A. Bruneau. 1997. Circularity and independence in phylogenetic tests of ecological hypotheses. **Cladistics** **13**: 145–151.
- Machado, V. & A. M. Araújo. 2001. The aggregation of *Chauliognathus* species (Coleoptera: Cantharidae) and its possible role for coexistence and mimicry. **Iheringia (Série Zoologia)** **91**: 29–32.
- Machado, V.; Araújo, A. M.; Serrano, J. & J. Galián. 2004. Phylogenetic relationships and the evolution of mimicry in the *Chauliognathus* yellow-black species complex (Coleoptera: Cantharidae) inferred from mitochondrial COI sequences. **Genetics and Molecular Biology** **27**: 55–60.
- Mallet, J.; Jiggins, C. D. & W. O. McMillan. 1996. Evolution: mimicry meets the mitochondrion. **Current Biology** **6**: 937–940.
- Marques, A. C. & P. Gnaspini. 2001. The problems of characters susceptible to parallel evolution in phylogenetic reconstructions: suggestion of a practical method and its application to cave animals. **Cladistics** **17**: 371–81.
- Melo G. A. R. 1999. Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on the Crabronid wasps. **Scientific Papers of the Natural History Museum, The University of Kansas** **14**: 1–55.

- Michel-Salzat, A.; S. A. Cameron; M. L. Oliveira. 2004. Phylogeny of the orchid bees (Hymenoptera: Apinae: Euglossini): DNA and morphology yield equivalent patterns. **Molecular Phylogenetics and Evolution** **32**: 309–323.
- Michener, C. D. 2000. **The bees of the world**. Baltimore, John Hopkins University Press.
- Moure, J. S. 1943. Abelhas de Batatais. **Arquivos do Museu Paranaense**, **3**: 145–205.
- Moure, J. S. 1964. A key to the parasitic euglossine bees and a new species of *Exaerete* from Mexico (Hymenoptera-Apoidea). **Revista de Biología Tropical** **12**: 15–18.
- Moure, J. S. 1967. A checklist of the known euglossine bees. **Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica** **5**: 395–415.
- Moure, J. S. 1976. Notas sobre os exemplares tipos de *Euplusia* descritos por Mocsáry. **Studia Entomologica** **19**: 263–314.
- Moure, J. S. 1999. Novas espécies e notas sobre Euglossinae do Brasil e Venezuela (Hymenoptera, Apidae). **Revista Brasileira de Zoologia** **16**: 91–104.
- Moure, J. S., Neves, E. L. & Viana, B. F. 2001. Uma nova espécie de *Euplusia* da Bahia, Brasil (Hymenoptera, Apoidea, Euglossinae). **Revista Brasileira de Zoologia** **18**: 841–844.
- Moure, J. S. ; G. A. R. Melo & L. R. R. Faria Jr. 2007. Tribe Euglossini, p. 214–255. In: J. S. Moure; D. Urban & G. A. R. Melo (Org.). **Catalogue of bees (Hymenoptera, Apoidea) in the neotropical region**. Curitiba, Sociedade Brasileira de Entomologia.
- Mueller, R. L.; Macey, J. R.; Jaekel, M.; Wake, D. B. & J. L. Boore. 2004. Morphological homoplasy, life history evolution, and historical biogeography of plethodontid salamanders inferred from complete mitochondrial genomes. **Proceedings of the National Academy of Sciences** **101**: 13820–13825.
- Nemésio, A. 2007. *Eufriesea atlantica* sp. n. (Hymenoptera: Apidae), a new orchid bee from the Brazilian Atlantic Forest. **Lundiana** **8**: 147–152.
- Nemésio, A. 2009. Orchid bees (Hymenoptera: Apidae) of the Brazilian Atlantic Forest. **Zootaxa** **2941**: 1–242.
- Nemésio, A. & B. Bembé. 2008. A new species of *Eufriesea* from Bolivia, and rearrangement of *Eufriesea auripes* species group (Hymenoptera: Apidae). **Spixiana** **31**: 241–246.
- Nixon, K. C. 1999–2002. **Winclada ver. 1.0**. Published by the author. Ithaca, New York, USA.
- O'Leary, M.A.; J. Gatesy & M. J. Novacek. 2003. Are the dental data really at odds with the molecular data? Morphological evidence for whale phylogeny (re)reexamined. **Systematic Biology** **52**: 853–564.
- Oliveira, M. L. 2000. **O gênero *Eulaema* Lepeletier, 1841 (Hymenoptera, Apidae, Euglossini): filogenia, biogeografia e relações com as Orchidaceae**. Tese de doutoramento, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 159 pp.
- Oliveira, M. L. 2006. Nova hipótese de relacionamento filogenético entre os gêneros de Euglossini e entre as espécies de *Eulaema* Lepeletier, 1841 (Hymenoptera: Apidae: Euglossini. **Acta Amazônica** **36**: 273–286.
- Ospina-Torres, R. 1998. Revisión de la morfología genital masculina de *Eulaema* (Hymenoptera; Apidae).

- Page, R. 2001. **TreeView ver. 1.6.6**. Published by the author. Glasgow, United Kingdom.
- Poe, S. 1998. The effect of taxonomic sampling on accuracy of phylogeny estimation: test case of a known phylogeny. **Molecular Biology and Evolution** **15**: 1086–1090.
- Prendini, L. 2001. Species or supraspecific taxa as terminals in cladistic analysis? Groundplans versus exemplars revisited. **Systematic Biology** **50**: 209–300.
- Quicke, D. L. J. 1992. Batesian and müllerian mimicry between species with connected life stories, with a new example involving braconid wasps parasites of *Phoracantha* beetles. **Journal of Natural History** **26**: 1013–1034.
- Ramírez, S.; R. L. Dressler & M. Ospina. 2002. Euglossine bees (Hymenoptera: Apidae) from the Neotropical Region: A species checklist with notes on their biology. **Biota Colombiana** **3**: 7–118.
- Ranalla, B.; J. P. Huelsenbeck; Z. Yang; R. Nielsen. 1998. Taxon sampling and the accuracy of large phylogenies. **Systematic Biology** **47**: 702–710.
- Ronquist, F. and J. P. Huelsenbeck. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. **Bioinformatics** **19**: 1572–1574.
- Roubik, D. W. 2004. Sibling species among *Glossura* and *Glossuropoda* in the Amazon region (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). **Journal of the Kansas Entomological Society** **77**: 235–253.
- Roubik, D. W. & P. E. Hanson. 2004. **Orchid bees of Tropical America. Biology and field guide**. San José, INBio.
- Sanderson, M. J. & M. J. Donoghue. 1989. Patterns of variation in levels of homology. **Evolution** **43**: 1781–1795.
- Silveira, F. A.; G. A. R. Melo & E. A. B. Almeida. 2002. **Abelhas Brasileiras: Sistemática e Identificação**. Belo Horizonte, Edição do autor.
- Songa, H. & S. R. Buchelib. 2009. Comparison of phylogenetic signal between male genitalia and non-genital characters in insect systematics. **Cladistics** **25**: 1–13.
- Swofford, D.L.; P. J. Waddell; J. P. Huelsenbeck; P. G. Foster; P. O. Lewis & J. S. Rogers. 2001. Bias in phylogenetic estimation and its relevance to the choice between parsimony and likelihood methods. **Systematic Biology** **50**: 525–539.
- Turner, H. & R. Zandee. 1995. The behavior of Goloboff's tree fitness measure. **Cladistics** **11**: 57–72.
- Wittmann, D.; M. Hoffmann & E. Scholz. 1988. Southern distributional limits of euglossine bees in Brazil linked to habitats of the Atlantic and Subtropical Rain Forest (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). **Entomologia Generalis** **14**: 53–60.
- Zucchi, R.; S. F. Sakagami & J. M. F. Camargo. 1969. Biological observations on a neotropical parasocial bee *Eulaema nigrita*, with a review on the biology of Euglossinae (Hymenoptera: Apoidea). A comparative study. **Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Ser. Zoology** **17**: 271–380.

Tabela 1. Matriz dos estados de caráter propostos nas análises morfológicas das relações filogenéticas entre as espécies de *Eufriesea*.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	
<i>Bombus morio</i>	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	?	1	?	?	0	1	0	1	1	1	1	1	?	?	1	1	1	1	0	1	0	0	
<i>Aglae caerulea</i>	0	0	1	0	1	1	?	1	?	0	0	1	1	?	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	?	?	1	1	1	1	0	1	0	1	
<i>Euglossa iopoeila</i>	0	0	1	0	1	1	?	1	?	0	0	1	1	?	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	
<i>Exaerete smaragdina</i>	0	0	1	0	0	1	?	0	1	0	0	1	1	?	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	2	1	0	0	0	1	
<i>Eulaema nigrata</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	
<i>Eufriesea surinamensis</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	
<i>Eufriesea fallax</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	
<i>Eufriesea flaviventris</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	
<i>Eufriesea mexicana</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	
<i>Eufriesea ornata</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	?	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	
<i>Eufriesea schmidtiana</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	?	0	1	0	0	1	1	-	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	
<i>Eufriesea auripes</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	
<i>Eufriesea convexa</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	
<i>Eufriesea laniventris</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	
<i>Eufriesea superba</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	
<i>Eufriesea concava</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	
<i>Eufriesea elegans</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	
<i>Eufriesea duckei</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	
<i>Eufriesea macroglossa</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	?	0	1	1	0	0	1	-	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	
<i>Eufriesea venusta</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	?	0	1	1	0	0	1	-	1	0	1	0	1	0	1	1	2	0	0	0	0	1	
<i>Eufriesea aeneiventris</i>	0	1	1	0	1	-	-	0	1	-	0	1	1	?	0	-	-	1	-	1	0	1	0	0	0	1	-	-	-	0	0	0	1	0	1	
<i>Eufriesea pulchra</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	?	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Eufriesea lucifera</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	?	0	0	1	0	1	1	-	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	
<i>Eufriesea purpurata</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	?	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	
<i>Eufriesea rugosa</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	?	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	0	1	
<i>Eufriesea corusca</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	<u>2</u>	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	0	1	
<i>Eufriesea violacea</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	?	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	2	0	0	1	0	1	
<i>Eufriesea chalybaea</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	?	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	1	0	1	
<i>Eufriesea excellens</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	?	0	1	0	0	0	1	-	1	0	1	0	0	0	0	1	2	0	0	1	1	1	
<i>Eufriesea mussitans</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	?	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	
<i>Eufriesea mariana</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	?	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	
<i>Eufriesea violascens</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	?	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	
<i>Eufriesea chrysopyga</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	?	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	2	0	0	0	1	1	
<i>Eufriesea rufocauda</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	?	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	1	1	
<i>Eufriesea caerulescens</i>	0	0	1	0	0	1	?	0	1	0	0	1	1	?	0	1	0	0	1	1	-	1	0	0	0	1	1	1	1	2	0	0	0	0	1	
<i>Eufriesea anisochlora</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	?	0	1	1	0	1	1	-	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	
<i>Eufriesea fragrocara</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	?	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	1	
<i>Eufriesea vidua</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	



Tabela 1 (continuação). Matriz dos estados de caráter propostos nas análises morfológicas das relações filogenéticas entre as espécies de *Eufriesea*.

	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70
<i>Bombus morio</i>	1	1	?	1	?	?	?	0	0	0	1	0	0	1	0	?	0	?	?	?	0	2	0	?	1	1	0	1	?	0	1	1	1	?	?
<i>Aglae caerulea</i>	1	1	?	0	1	1	?	1	0	1	0	1	1	1	0	?	0	?	?	0	0	2	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	?	?
<i>Euglossa iopoeila</i>	1	0	0	0	1	1	?	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	?	?	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	?	?
<i>Exaerete smaragdina</i>	1	1	?	0	1	1	?	1	0	2	0	1	0	1	0	?	0	?	?	1	0	2	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	?	?
<i>Eulaema nigrita</i>	1	0	0	0	1	1	?	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0	?	?	0	1	?	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	?	?
<i>Eufriesea surinamensis</i>	1	0	1	0	1	1	?	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Eufriesea fallax</i>	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Eufriesea flaviventris</i>	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Eufriesea mexicana</i>	1	0	1	0	1	1	?	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Eufriesea ornata</i>	1	0	1	0	1	1	?	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	?	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1
<i>Eufriesea schmidtiana</i>	1	0	1	0	1	1	?	1	-	-	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	?	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1
<i>Eufriesea auripes</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	?	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Eufriesea convexa</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	?	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Eufriesea laniventris</i>	1	0	0	0	1	1	?	0	0	0	0	1	0	1	0	?	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Eufriesea superba</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	?	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	?	0
<i>Eufriesea concava</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	?	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>Eufriesea elegans</i>	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Eufriesea duckei</i>	1	0	1	0	1	1	?	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1
<i>Eufriesea macroglossa</i>	1	0	1	0	1	1	?	0	-	-	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1
<i>Eufriesea venusta</i>	1	0	0	0	1	1	?	0	-	-	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0
<i>Eufriesea aeneiventris</i>	1	0	0	0	-	-	-	-	0	1	0	-	1	-	0	?	0	-	?	1	0	0	1	-	-	-	1	-	-	1	0	0	1	?	0
<i>Eufriesea pulchra</i>	1	0	0	0	0	?	1	0	0	1	0	1	0	1	0	?	0	?	?	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	?	0
<i>Eufriesea lucifera</i>	1	0	1	0	0	?	1	0	-	-	0	1	0	1	0	?	0	?	?	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	?	0
<i>Eufriesea purpurata</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	0	1	0	1	0	?	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>Eufriesea rugosa</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	?	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0
<i>Eufriesea corusca</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	?	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1
<i>Eufriesea violacea</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	?	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Eufriesea chalybaea</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	?	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0
<i>Eufriesea excellens</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	-	-	0	1	1	0	0	?	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1
<i>Eufriesea mussitans</i>	1	0	1	0	0	?	1	1	0	0	0	1	1	1	0	?	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0
<i>Eufriesea mariana</i>	1	0	1	0	0	?	1	1	0	0	0	1	1	1	0	?	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0
<i>Eufriesea violascens</i>	1	0	1	0	0	?	1	1	0	0	0	1	1	1	0	?	1	1	0	0	0	2	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
<i>Eufriesea chrysopyga</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	?	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0
<i>Eufriesea rufocauda</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	?	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Eufriesea caeruleascens</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	-	-	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	?	0
<i>Eufriesea anisochlora</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	-	-	0	1	1	0	0	?	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0
<i>Eufriesea fragrocara</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	?	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1
<i>Eufriesea vidua</i>	1	0	1	0	1	1	?	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1

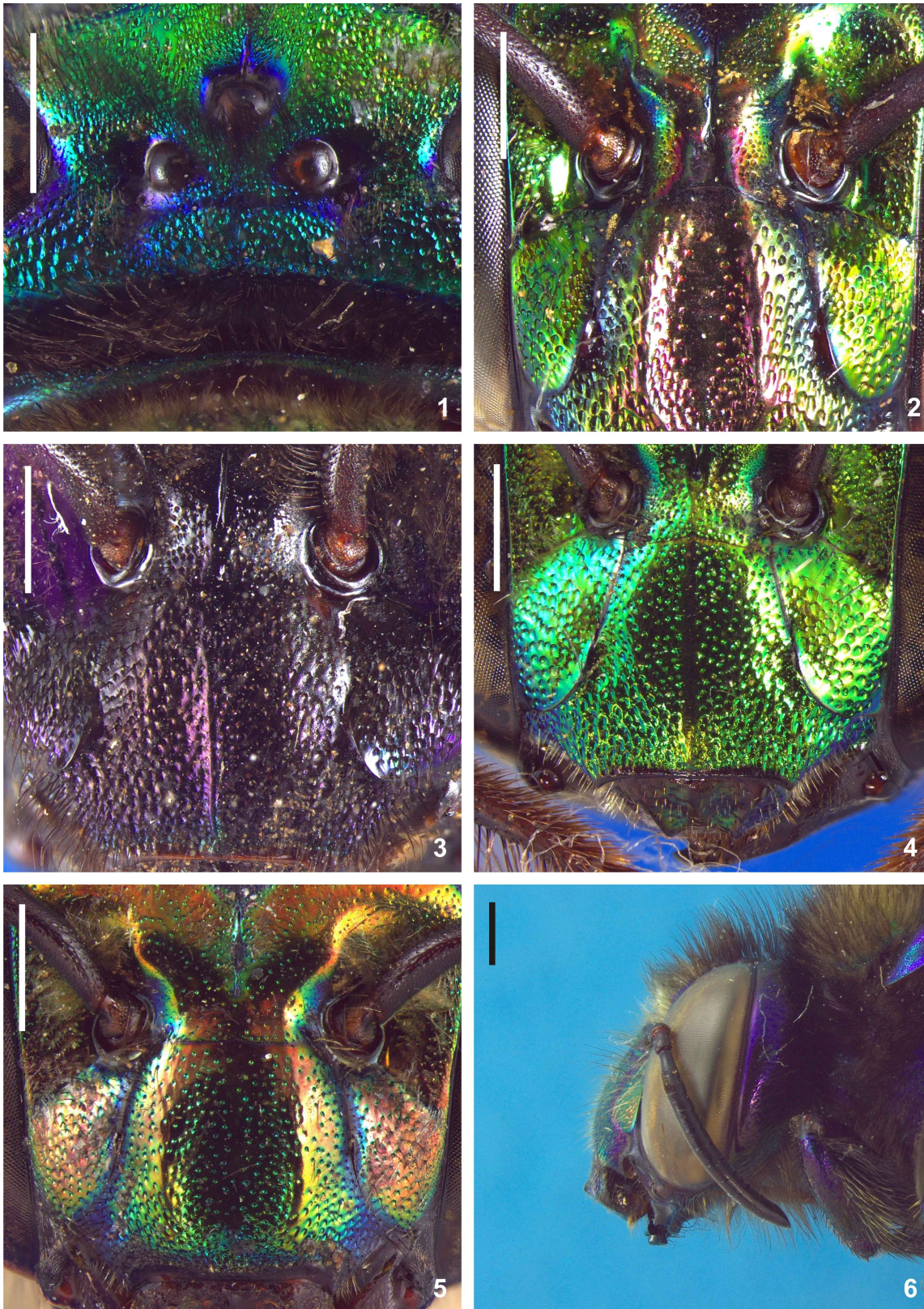
Tabela 1 (continuação). Matriz dos estados de caráter propostos nas análises morfológicas das relações filogenéticas entre as espécies de *Eufriesea*.

	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105
<i>Bombus morio</i>	?	?	?	?	?	?	0	1	?	0	0	?	0	1	?	1	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	0	?	0	0	?	1	1	1
<i>Aglae caerulea</i>	1	1	1	0	?	1	0	0	0	0	1	0	0	1	?	1	1	?	1	1	1	?	?	?	?	?	?	0	?	0	0	?	1	1	0
<i>Euglossa iopoeila</i>	?	?	1	0	?	?	1	0	1	1	1	0	1	1	?	1	0	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	0	?	2	0	?	1	1	0
<i>Exaerete smaragdina</i>	1	1	1	0	?	1	1	0	1	0	1	0	1	1	?	1	1	?	1	1	1	?	?	?	?	?	?	0	?	2	0	?	1	1	0
<i>Eulaema nigrita</i>	1	1	1	0	?	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	2	1	0	0	1	1	1	?	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0
<i>Eufriesea surinamensis</i>	1	0	1	1	?	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Eufriesea fallax</i>	1	0	1	1	?	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Eufriesea flaviventris</i>	1	0	1	1	?	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Eufriesea mexicana</i>	1	0	1	1	?	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Eufriesea ornata</i>	1	0	1	1	?	1	1	0	1	1	1	1	1	1	?	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	?	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Eufriesea schmidtiana</i>	1	0	1	1	?	1	1	0	1	1	1	1	1	1	?	1	-	-	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	-	1	1	1	0	0	
<i>Eufriesea auripes</i>	1	0	1	1	?	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Eufriesea convexa</i>	1	0	1	1	?	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Eufriesea laniventris</i>	0	0	1	0	?	0	1	0	1	1	1	1	1	1	?	1	0	2	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Eufriesea superba</i>	1	1	1	1	?	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Eufriesea concava</i>	1	0	1	1	0	2	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Eufriesea elegans</i>	1	0	1	1	?	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Eufriesea duckei</i>	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Eufriesea macroglossa</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	?	1	-	-	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	-	1	1	1	0	1	0
<i>Eufriesea venusta</i>	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	?	1	-	-	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	-	1	1	1	1	1	0
<i>Eufriesea aeneiventris</i>	1	1	-	0	-	-	1	0	1	1	1	1	1	-	-	-	0	0	-	-	0	-	0	1	-	1	0	1	0	1	0	?	-	1	0
<i>Eufriesea pulchra</i>	1	1	0	0	?	1	1	0	0	1	1	1	1	1	?	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
<i>Eufriesea lucifera</i>	1	1	0	0	?	1	1	0	0	1	1	1	1	1	?	1	-	-	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	-	1	1	0	1	1	0
<i>Eufriesea purpurata</i>	0	0	1	1	0	2	1	0	1	1	1	1	1	1	?	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Eufriesea rugosa</i>	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	?	0	-	-	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	-	1	1	1	0	1	0
<i>Eufriesea corusca</i>	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	?	1	-	-	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	-	1	0	?	0	1	0
<i>Eufriesea violacea</i>	0	0	1	1	?	0	1	0	1	1	1	1	1	1	?	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	?	1	1	0
<i>Eufriesea chalybaea</i>	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	?	1	1	0
<i>Eufriesea excellens</i>	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	?	1	-	-	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	-	1	1	0	1	1	0
<i>Eufriesea mussitans</i>	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Eufriesea mariana</i>	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	?	1	1	0
<i>Eufriesea violascens</i>	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	?	1	1	0
<i>Eufriesea chrysopyga</i>	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	?	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
<i>Eufriesea rufocauda</i>	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	?	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
<i>Eufriesea caeruleascens</i>	1	1	1	1	?	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	-	-	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	-	1	0	?	1	1	0
<i>Eufriesea anisochlora</i>	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	-	-	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	-	1	1	0	1	1	0
<i>Eufriesea fragrocara</i>	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	?	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	?	1	1	0
<i>Eufriesea vidua</i>	1	0	1	1	?	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0

Tabela 1 (continuação). Matriz dos estados de caráter propostos nas análises morfológicas das relações filogenéticas entre as espécies de *Eufriesea*.

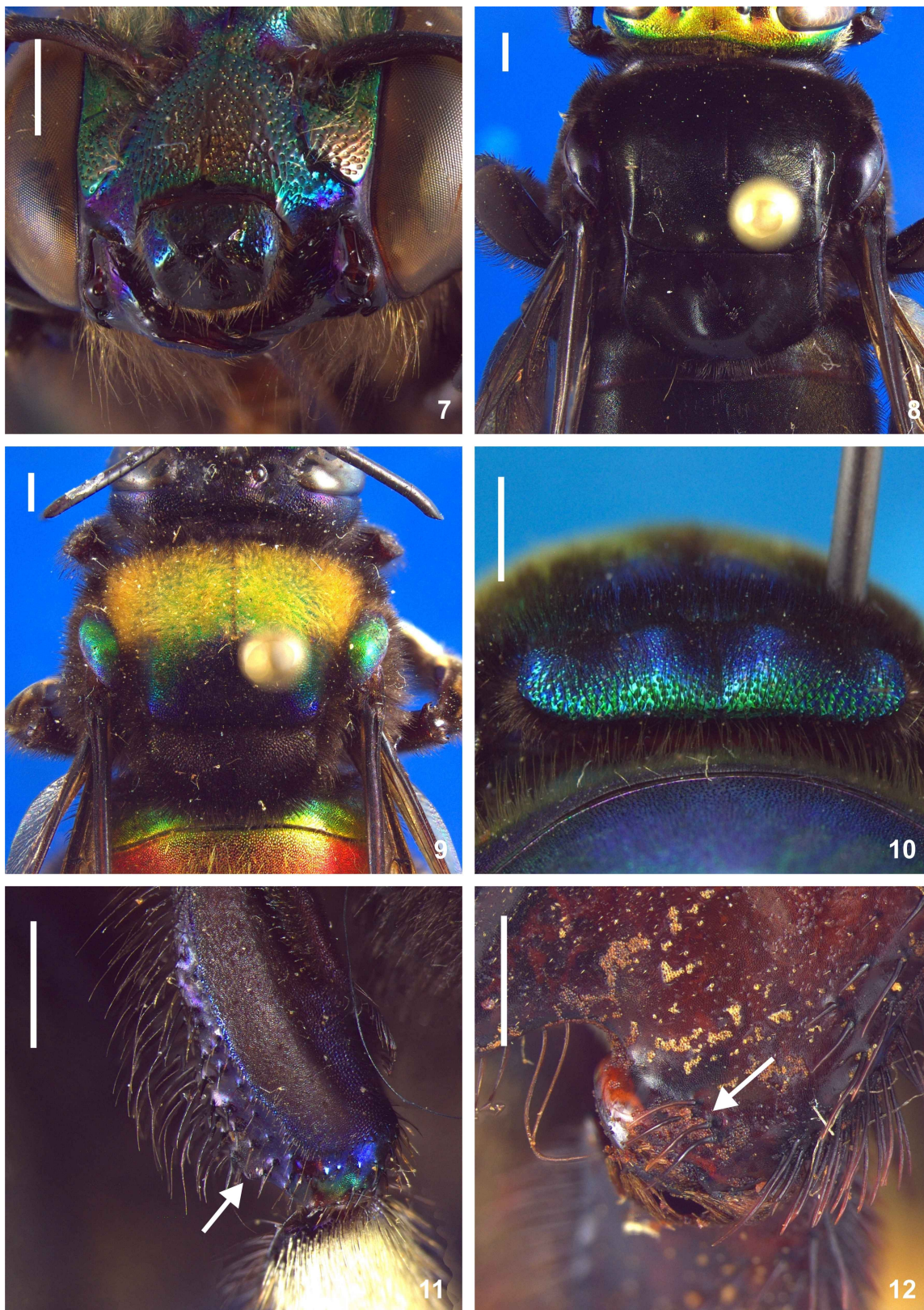
	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120	121	122	123	124	125	126	127	128
<i>Bombus morio</i>	1	?	1	0	0	?	?	?	?	?	?	1	?	1	0	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Aglae caerulea</i>	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	1	?	0	0	?	?	?	?	?	?	1	0
<i>Euglossa iopoeila</i>	1	?	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	?	0	0	?	?	?	?	?	?	1	0
<i>Exaerete smaragdina</i>	0	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	1	?	0	0	?	?	?	?	?	?	1	0
<i>Eulaema nigrita</i>	1	?	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	?	0	0	?	?	?	?	?	?	1	0
<i>Eufriesea surinamensis</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0
<i>Eufriesea fallax</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Eufriesea flaviventris</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0
<i>Eufriesea mexicana</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0
<i>Eufriesea ornata</i>	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	?	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Eufriesea schmidtiana</i>	0	1	-	-	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Eufriesea auripes</i>	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Eufriesea convexa</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0
<i>Eufriesea laniventris</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Eufriesea superba</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Eufriesea concava</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	0	1	0	1	1	0	0
<i>Eufriesea elegans</i>	0	0	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	?	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0
<i>Eufriesea duckei</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Eufriesea macroglossa</i>	0	1	-	-	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Eufriesea venusta</i>	0	0	-	-	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0
<i>Eufriesea aeneiventris</i>	-	-	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0
<i>Eufriesea pulchra</i>	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	?	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0
<i>Eufriesea lucifera</i>	0	1	-	-	1	0	1	1	0	0	0	1	?	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0
<i>Eufriesea purpurata</i>	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	?	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Eufriesea rugosa</i>	0	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	?	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0
<i>Eufriesea corusca</i>	0	0	-	-	1	0	1	0	0	0	0	1	?	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Eufriesea violacea</i>	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	?	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1
<i>Eufriesea chalybaea</i>	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Eufriesea excellens</i>	1	?	-	-	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	-
<i>Eufriesea mussitans</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0
<i>Eufriesea mariana</i>	0	0	0	0	1	-	-	-	-	-	-	-	?	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>Eufriesea violascens</i>	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Eufriesea chrysopyga</i>	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Eufriesea rufocauda</i>	1	?	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	?	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Eufriesea caerulescens</i>	0	0	-	-	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1
<i>Eufriesea anisochlora</i>	0	1	-	-	1	0	1	0	0	0	1	1	?	0	1	1	1	1	1	1	1	0	-
<i>Eufriesea fragrocara</i>	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	?	0	1	2	0	1	1	1	1	0	1
<i>Eufriesea vidua</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	?	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0





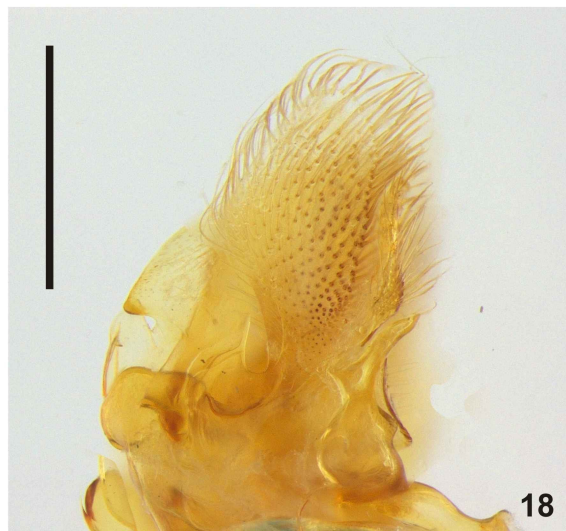
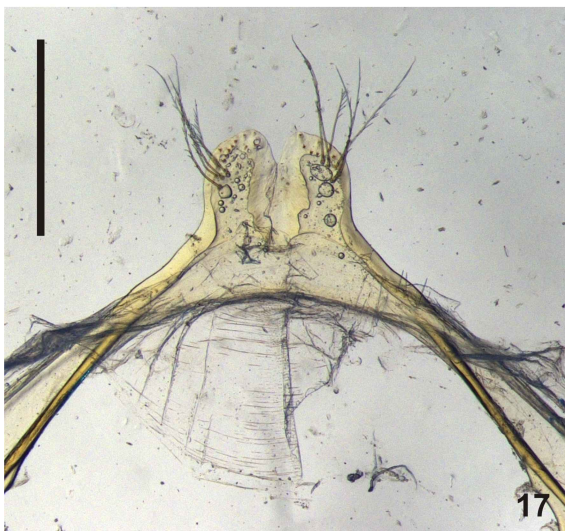
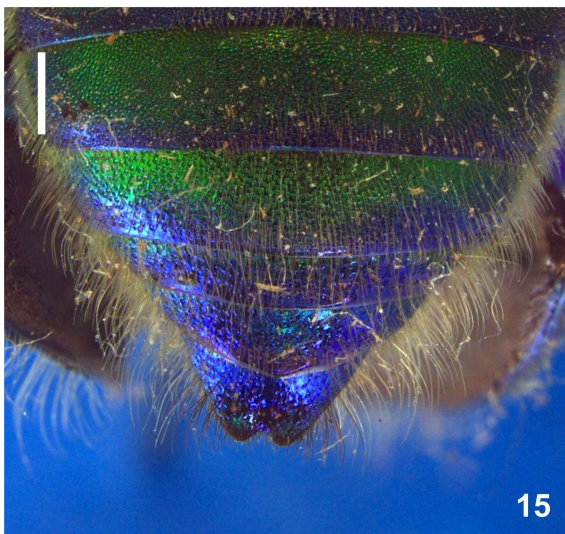
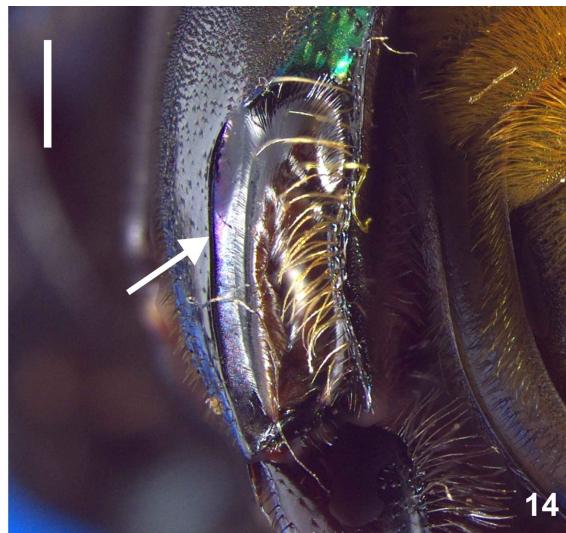
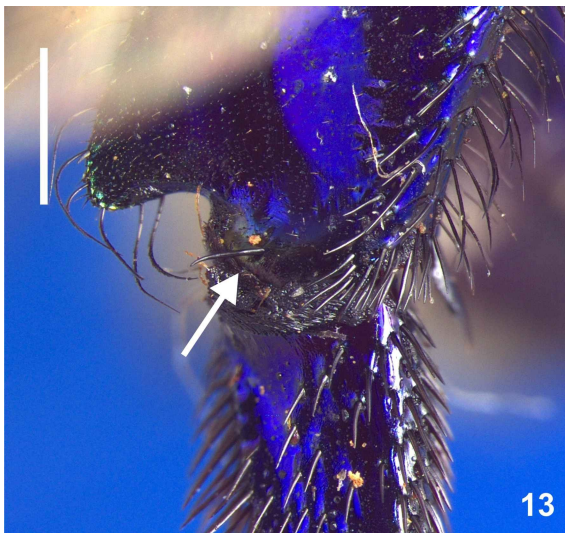
Figuras 1–6. 1: sulco na área posterior dos ocelos laterais de *Eufriesea violacea*; 2: depressão na área polida da frente de *Eufriesea superba*; 3: depressão no clipeo na altura das pontes do tentório, *Eufriesea convexa*; 4: sutura epistomal, *Eufriesea fragrocara*; 5: sutura epistomal, *Eufriesea lucifera*; 6: labro, *Eufriesea excellens*. Todas as escalas: 1 mm.





Figuras 7–12. 7: mandíbula de *Eufriesea excellens*; 8: mesoscuto de *Eufriesea pulchra*; 9: mesoscuto de *Eufriesea venusta*; 10: sulcos do escutelo de *Eufriesea violacea*; 11: tíbia média de *Eufriesea macroglossa*; 12: fímbrias no ápice da tíbia posterior, *Eufriesea laniventris*. Todas as escalas: 1 mm.





Figuras 13–18. 13: fímbria no ápice da tíbia posterior, *Eufriesea violacea*; 14: tíbia posterior de *Eufriesea surinamensis*; 15: recorte do sétimo tergo de *Eufriesea caerulescens*; 16: recorte no sétimo esterno de *Eufriesea violacea*; 17: lobos na região anterior do oitavo esterno, *Eufriesea pulchra*; 18: gonóstilo de *Eufriesea pulchra*. Todas as escalas: 1 mm.

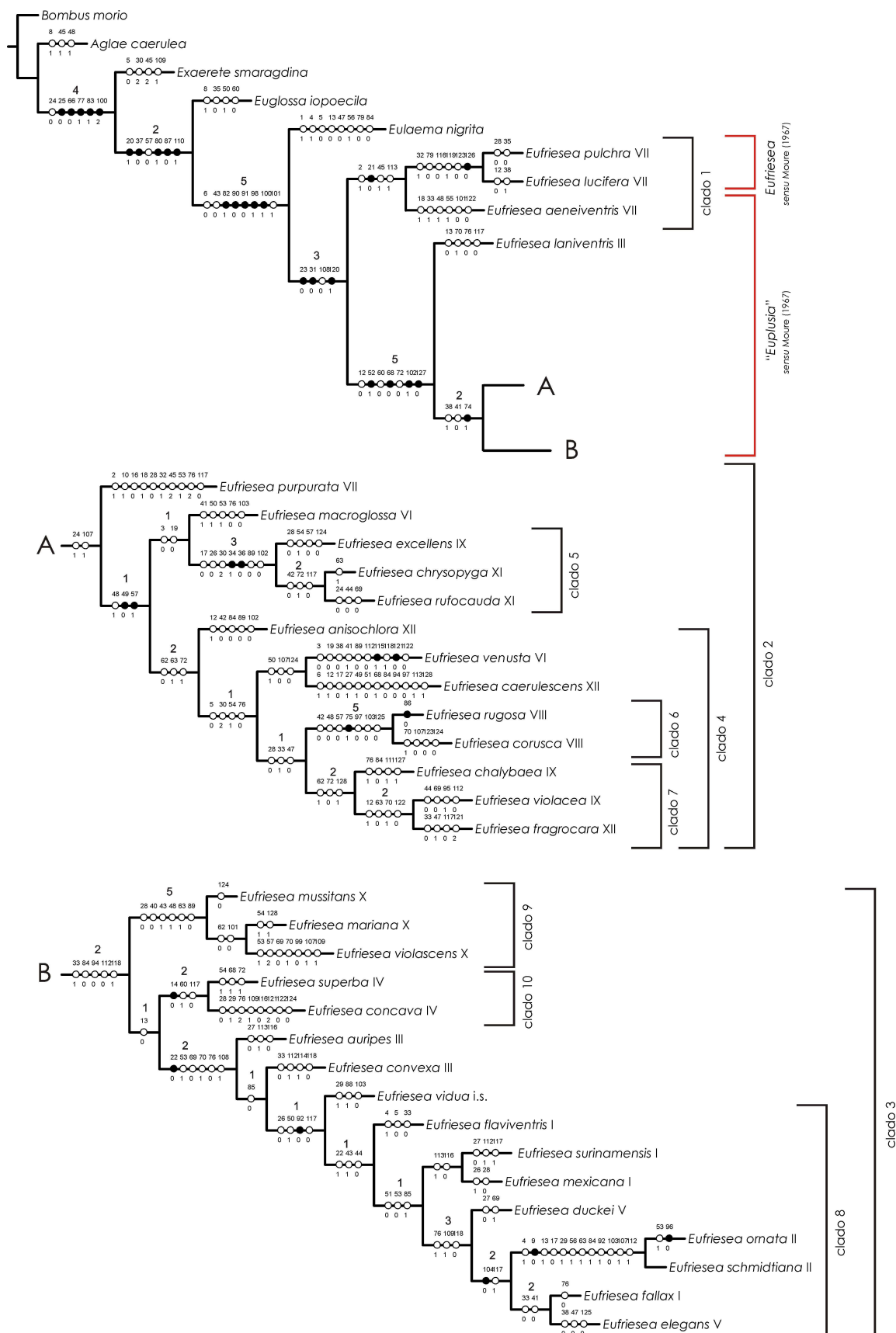


Figura 19. Árvore mais parcimoniosa (comprimento: 414; Ci= 0,33; Ri= 0,60) encontrada a partir da análise com pesagem igual dos caracteres. Os valores de suporte de Bremer são apresentados abaixo do ramo ao qual se relaciona. Otimização não ambígua.

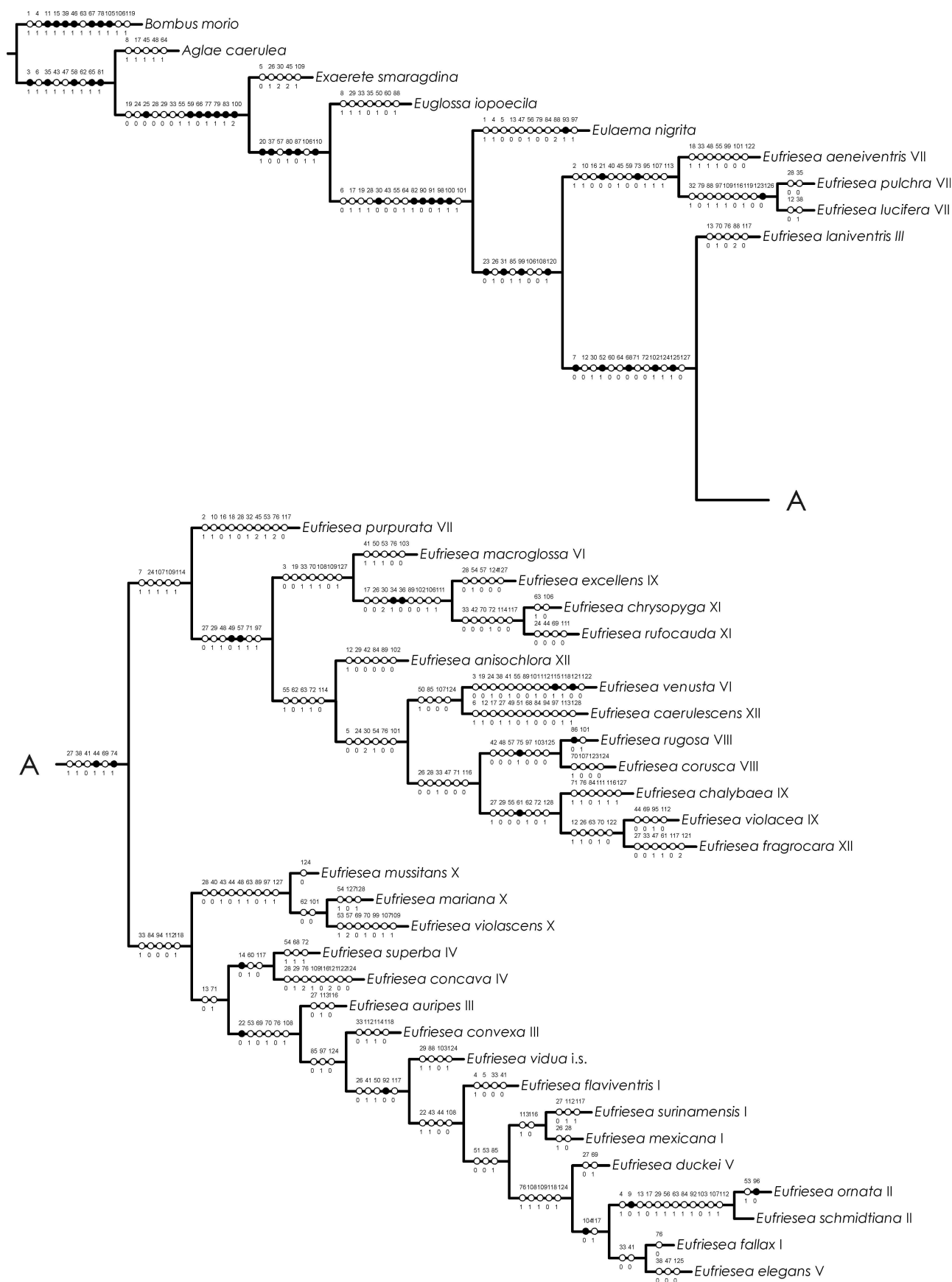


Figura 20. Árvore mais parcimoniosa (comprimento: 414; Ci= 0,33; Ri= 0,60) encontrada a partir da análise com pesagem igual dos caracteres. Otimização acelerada.



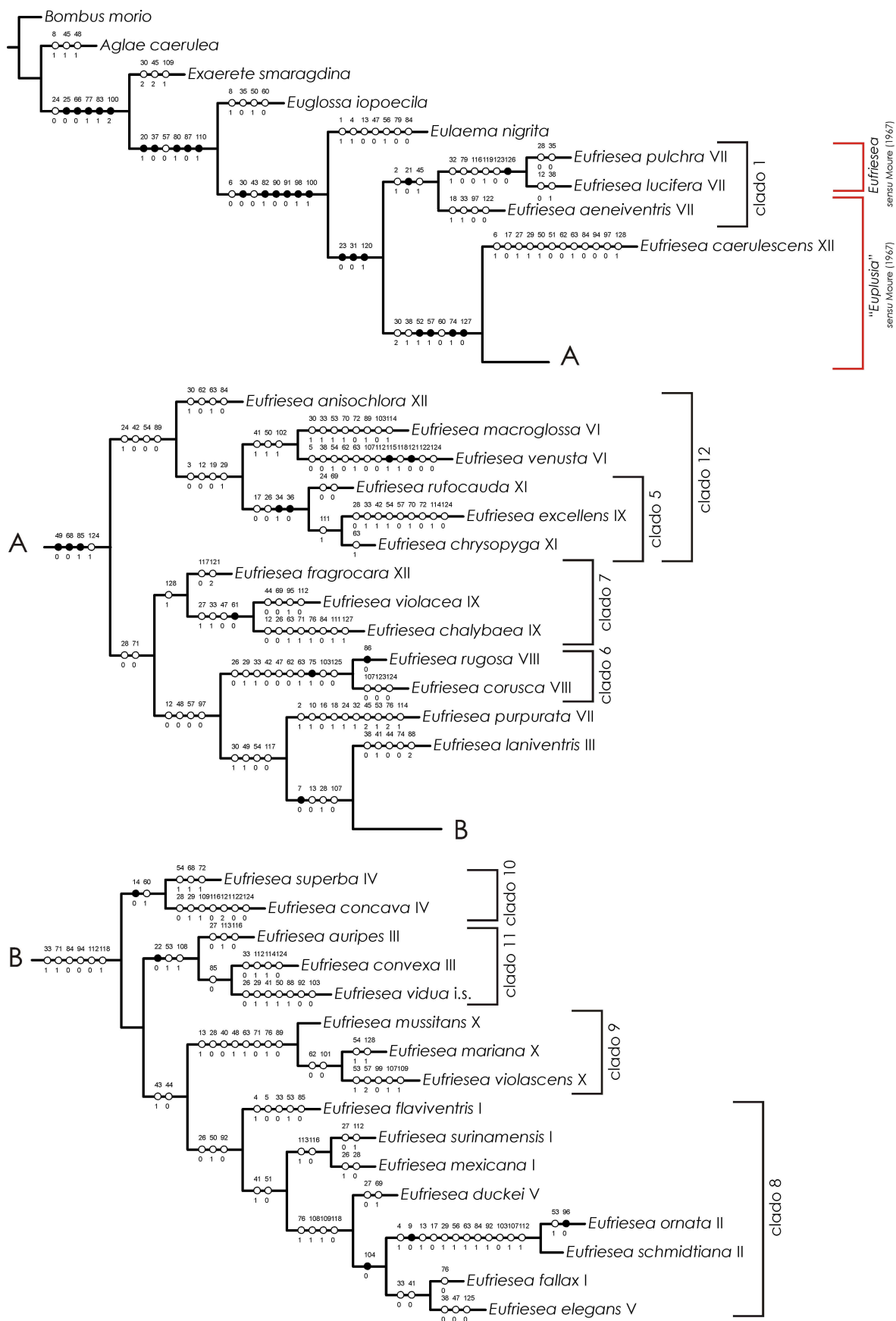


Figura 21. Árvore mais parcimoniosa (comprimento: 421; Ci= 0,33; Ri= 0,59) encontrada a partir da análise com pesagem implícita dos caracteres. Otimização não ambígua.



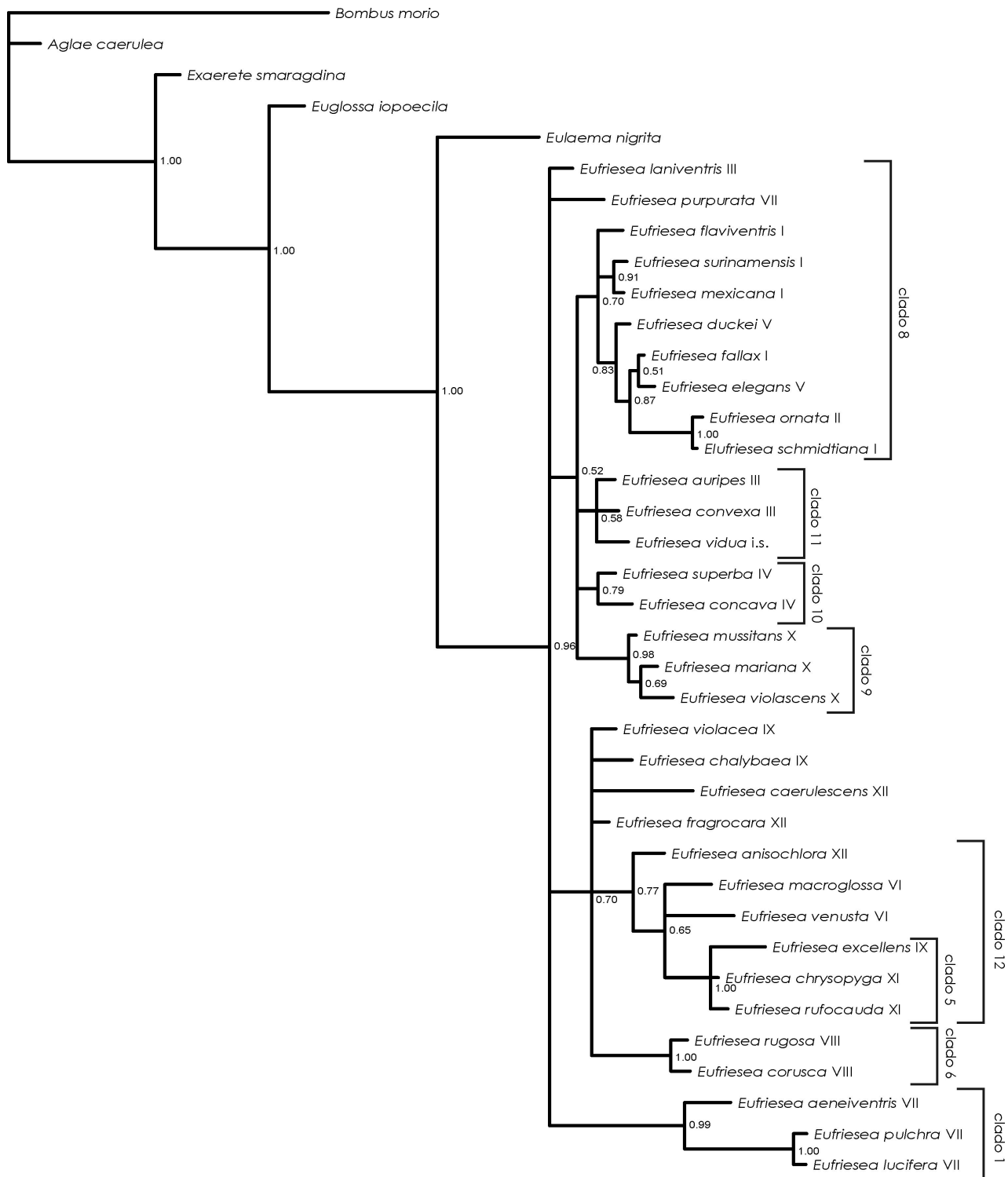


Figura 23. Relacionamento entre as espécies do gênero *Eufriesea*, hipotetizado através da análise de inferência bayesiana dos caracteres estudados

### **CAPÍTULO 3**

**Análise da estrutura das interações entre machos de *Euglossina* (Hymenoptera, Apidae) e plantas fornecedoras de compostos aromáticos**

## RESUMO

Os machos de todas as espécies de Euglossina coletam substâncias aromáticas (sesquiterpenos e compostos derivados) que estão amplamente distribuídos na natureza, sendo encontradas, principalmente, em flores. Algumas famílias de plantas com distribuição neotropical – principalmente alguns grupos de Orchidaceae – disponibilizam estas substâncias em suas flores. Uma questão importante envolvendo a relação existente entre os machos de Euglossina e suas fontes florais diz respeito ao quanto esta interação é específica. Os dados existentes até o momento sugerem que algumas espécies de plantas apresentam um número elevado de interações enquanto outras são, aparentemente, mais especializadas e, assim, uma análise de aninhamento poderia ser útil no entendimento da estruturação existente entre as interações entre abelhas e plantas. O entendimento das redes de interação depende do conhecimento da contribuição de diferentes processos ecológicos e evolutivos e, neste cenário, as relações filogenéticas das espécies envolvidas nas matrizes de interação também devem ser levadas em consideração, podendo fornecer respostas que não seriam obtidas a partir do simples estudo das interações. Em sendo assim, o presente capítulo se propõe a estudar a estrutura das relações existentes entre espécies de Euglossina e as plantas visitadas por estas abelhas para a coleta de compostos aromáticos, respondendo as seguintes questões: (a) existe estruturação na matriz de interações entre abelhas euglossíneas e as plantas fornecedoras de compostos aromáticos?; (b) existe estruturação filogenética no número de interações das espécies de abelhas com as espécies de plantas? E, neste caso, qual o padrão evolutivo envolvido?; (c) existe alguma relação entre o número de interações e a distribuição de espécies de abelhas do gênero *Eulaema*? Foram construídas três matrizes de interação: M1, envolvendo relações entre abelhas e plantas em geral (29982 entradas); M2, envolvendo abelhas e orquídeas (22042 entradas); e M3, envolvendo abelhas e orquídeas sabidamente polinizadas por machos de Euglossina (21945 entradas). A partir dos resultados da análise e discussão dos dados foi possível concluir que (i) as redes de interação entre abelhas Euglossina e plantas fornecedoras de compostos, nos três níveis de análise, são estruturadas por aninhamento; (ii) as plantas possuem, em média, interações mais restritivas que as abelhas; (iii) a distribuição dos graus segue o modelo de lei de potência truncada; (iv) a influência da filogenia do grupo no número de interações apresentado por uma espécie de abelha é baixo; (v) não existe evidência de que tenha ocorrido uma radiação adaptativa dentro da subtribo Euglossina no que diz respeito à evolução do número de interações desempenhadas; (vi) o número de interações parece estar relacionado à distribuição das espécies: encontramos uma relação significativa entre o número de interações e a área de ocorrência de

espécies do gênero *Eulaema*.

## ABSTRACT

Euglossine males collect aromatic compounds (sesquiterpenes and related compounds) which are widely distributed in nature (mainly in floral sources). Some neotropical plant families – mainly some groups of Orchidaceae – offer these compounds on their flowers. An important question about this relation regards how specific these bee/plant interactions are. Current data suggest that some plant species present an elevated number of interactions while other species are, outwardly, much more specialized. And, in this sense, a nestedness analysis could be important for understanding this kind of interaction between bees and plants. The knowledge of this interaction network also lies on perceiving the role of different ecological and evolutionary processes and, so, phylogenetic relationships of interacting species must be considered. The present chapter proposes to study the structure of existing interactions between male euglossine and plants which offer aromatic compounds, exploring the following questions: (a) is there any structure on the interaction matrix of bees and plants?; (b) is there any phylogenetic structure on the number of plants visited by bees? In this case, how this feature evolved?; (c) is there any relationship between the number of interacting plant species and the distribution of bees of the genus *Eulaema*? Three interaction matrix were build: M1, regarding interactions between bees and plants of different families (29982 entries); M2, regarding bees and orchids (22042 entries); and M3, including bees and orchids that they pollinate; From data analysis, we concluded that: (i) interaction networks between euglossine bees and plants are nested; (ii) plants seem to be more restrictive than bees regarding the number of interacting partners; (iii) degree distribution, regarding bees, follows a truncated power-law distribution; (iv) phylogeny influence on the number of interactions presented by a bee species is weak; (v) there is no evidence pointing the occurrence of an adaptative radiation inside the Euglossina subtribe regarding the evolution of the number of plant partners; (vi) the number of plant partners seems to be related to the distribution of bee species: we found a significantly relation between number of interacting partners and geographical distribution of species in the genus *Eulaema*.

## 1. INTRODUÇÃO

Os machos de todas as espécies de Euglossina buscam, coletam e acumulam substâncias aromáticas (sesquiterpenos e compostos derivados) que são estocadas em estruturas esponjosas, o órgão tibial, que preenchem internamente as tíbias posteriores destes insetos (Cruz-Landim et al. 1965; Ramírez et al. 2002). Esses compostos estão largamente distribuídos na natureza, sendo encontrados em várias fontes florais e extra-florais (Williams et al. 1981; Whitten et al. 1986). O ipsdienol, por exemplo, é constituinte de feromônios de algumas espécies de besouros (Coleoptera), além de ser um dos principais componentes das fragrâncias de várias espécies de orquídeas e de uma Araceae, todas polinizadas por machos de Euglossina (Whitten et al. 1988).

O comportamento de coleta destes compostos é bem documentado, mas o significado biológico e a função do acúmulo destes compostos ainda não são totalmente conhecidos (Dodson et al. 1969; Eltz et al. 1999). Os primeiros observadores deste comportamento (p. ex. Crüger 1865; Allen 1950; revistos em Rebêlo 2001) acreditavam que os machos visitavam as flores para alimentação, dilacerando os tecidos vegetais com suas mandíbulas. As diferentes hipóteses existentes atualmente, entretanto, sugerem que estes compostos estejam relacionados à sinalização química envolvida em comportamentos de marcação de território, corte e acasalamento (Ramírez et al. 2002; Cameron 2004). Como as fêmeas não são atraídas às fragrâncias florais ou a compostos químicos sintéticos (ver Dodson et al. 1969), os machos poderiam utilizar estas substâncias para atrair outros machos co-específicos e formar agregações e, assim, atrair fêmeas (Dodson et al. 1969; Kimsey 1980; Peruquetti 2000) ou, ainda, estes compostos poderiam ser metabolizados para produzir feromônios sexuais atrativos às fêmeas (Dressler 1982; Williams & Whitten 1983). Estas hipóteses, todavia, têm sido deixadas de lado em favor da idéia corrente de que os machos armazenam misturas complexas destes voláteis, em sua forma natural, que seriam utilizadas pelas fêmeas para selecionar esses machos no momento da corte (Lunau 1992; Eltz et al. 1999; Eltz et al. 2003). A discriminação desempenhada pela fêmea avaliaria a capacidade de sobrevivência destes machos (machos mais velhos acumulariam buquês mais abundantes e complexos) (Eltz et al. 1999) e capacidades sensoriais e locomotoras (Lunau 1992; revistos em Cameron 2004 e em Roubik & Hanson 2004).

Fontes extraflorais de compostos são comumente exploradas por machos e incluem frutas deterioradas, raízes expostas, frutos maduros de *Vanilla*, fungos e madeira em decomposição.

Também existem registros de coleta em outras fontes, como borracha de pneu, cadáveres de outros machos co-específicos e até mesmo DDT, como no caso de *Eufriesea purpurata* Móczary (Zucchi et al. 1969; Madison 1981; Williams 1982; Roberts et al. 1982; Rebêlo & Garófalo, 1991; Roubik 1998; Ramírez et al. 2002; Roubik & Hanson 2004).

A maior parte dos compostos, entretanto, é obtida em fontes florais, sendo que algumas famílias de plantas com distribuição neotropical disponibilizam estas substâncias em suas flores. Desta forma, muitas espécies desenvolveram a síndrome de polinização denominada “euglossinofilia” (Williams 1982; Ramírez et al. 2002). Dentre os polinizadores, os machos de *Euglossina* são peculiares porque suas visitas não envolvem, geralmente, a coleta de alimento (pólen e/ou néctar), mas sim de compostos aromáticos. E a particularidade das flores com esta síndrome, por outro lado, envolve a produção destes compostos como a única recompensa para os polinizadores (Roubik & Hanson 2004).

As orquídeas (família Orchidaceae) constituem a fonte mais importante de compostos aromáticos coletados pelos machos e, portanto, constituem o grupo mais estudado com respeito às suas relações com estas abelhas. A polinização de orquídeas por euglossíneos está restrita às subtribos Catasetinae e Stanhopeinae, o complexo *Chondrorhyncha*, várias espécies de Lycastinae, Maxillariinae e Zygopetalinae, e alguns gêneros de Oncidiinae e Cyrtopodiinae (Roubik & Hanson 2004; Cameron 2004). Estima-se que 650 espécies de Orchidaceae sejam totalmente dependentes da polinização por machos de *Euglossina*, principalmente espécies com flores grandes e associadas a áreas de baixas altitudes (Ramírez et al. 2002). A importância das Orchidaceae como fonte de compostos aromáticos pode ser percebida a partir da compilação de Ramírez et al. (2002), que verificaram que de um total de 282 espécies vegetais utilizadas pelos machos, 84% correspondiam a espécies de orquídeas, 6% a aráceas (Araceae) e os outros 10% a espécies de outras nove famílias.

Ainda que as orquídeas sejam as fontes mais utilizadas na coleta de substâncias aromáticas por machos de *Euglossina*, flores de outras famílias vegetais também são visitadas (Dressler 1982). Existem registros deste tipo de interação entre abelhas e flores de alguns gêneros de dez outras famílias: Amaryllidaceae, Apocynaceae, Araceae, Haemodoraceae, Arecaceae, Annonaceae, Bignoniaceae, Euphorbiaceae, Gesneriaceae, Solanaceae e Theaceae (Melo 1995; revistos em Roubik & Hanson 2004). A produção destes compostos químicos evoluiu de forma independente nas diferentes famílias vegetais, sendo que elas apresentam convergência química relacionada à atração dos machos (Roubik & Hanson 2004). Um subgrupo de *Solanum* (previamente reconhecido



com um gênero à parte, *Cyphomandra*) (Solanaceae), por exemplo, é polinizado pelos machos dos três gêneros de Euglossina de vida livre (*Euglossa*, *Eulaema* e *Eufriesea*). O acetato de benzila é o principal composto produzido em três das espécies de *Cyphomandra*, e este composto também está presente em espécies de Orchidaceae e de Araceae com esta mesma síndrome de polinização (ver Soares et al. 1989; Sazima et al. 1993; Roubik & Hanson 2004).

As Orchidaceae, da mesma forma que as outras plantas, atraem seletivamente um grupo específico de machos por meio da produção de misturas específicas de substâncias aromáticas. Assim, diferentes espécies de plantas atraem diferentes grupos de visitantes (Hills et al. 1972; Ramírez et al. 2002). Algumas orquídeas, inclusive, apresentam modificações morfológicas em suas flores de forma que o polinário só é liberado quando algumas espécies de abelhas de tamanho e comportamento adequados as visitam (Dressler 1968a; Ackerman 1983). Por esta razão, nem todos os euglossíneos que visitam uma espécie de orquídea são polinizadores efetivos desta (Williams 1982).

Uma questão importante envolvendo a relação existente entre os machos de Euglossina e suas fontes florais, mais especificamente as Orchidaceae, diz respeito ao quanto esta interação é específica (Roubik & Hanson 2004). Roubik & Ackerman (1987) observaram que aproximadamente metade das orquídeas polinizadas por machos de Euglossina no Panamá eram dependentes de uma única espécie desse grupo de abelhas. De acordo com Roubik & Hanson (2004), entretanto, a maioria das espécies de orquídeas atrai várias espécies de Euglossina, incluindo abelhas de gêneros diferentes, e a maioria dos euglossíneos visitam mais de uma espécie de orquídea. Possivelmente menos de 10% das orquídeas estejam relacionadas a apenas uma única espécie polinizadora, e aproximadamente metade dos gêneros de Orchidaceae interage com mais um gênero de Euglossina (Roubik & Hanson 2004). A ausência de especialização nestas interações poderia refletir um tempo insuficiente para a evolução de especialização por parte dos polinizadores (Cameron 2004). As interações entre Orchidaceae e machos de Euglossina já foram consideradas como um exemplo de coevolução (p. ex. Dodson 1975), mas esta proposição não é unânime, sendo que alguns autores defendem que as orquídeas (e mesmo outras plantas) possam simplesmente ter explorado um comportamento de coleta de fragrâncias pré-existente nestas abelhas (Williams 1982; Ackerman 1983; ver Oliveira 1998; Cameron 2004; Roubik & Hanson 2004).

Tendo em vista este cenário, onde algumas espécies apresentam um número elevado de interações enquanto outras são, aparentemente, mais especializadas, uma análise de aninhamento

(ver Ulrich et al. 2009) poderia ser útil no entendimento da estruturação existente entre as interações entre abelhas e plantas. Nos casos onde ocorre aninhamento nas interações, plantas com poucas interações estarão associadas preferencialmente a animais generalistas; animais especialistas estarão associados a plantas com grande número de conexões. Além disso, animais generalistas tenderão a estar conectados com plantas generalistas, formando um núcleo denso de interações (Lewinsohn et al. 2006). Como sugerido por Bascompte & Jordano (2007), em estruturas aninhadas os especialistas dos dois tipos de organismos envolvidos (neste caso plantas e visitantes e/ou polinizadores) tendem a interagir com espécies generalistas. Estruturas aninhadas são particularmente comuns em redes de interação entre mutualistas, como aquelas envolvendo plantas e polinizadores ou dispersores de sementes (Bascompte et al. 2003; Dupont et al. 2003; Ollerton et al. 2003), anêmonas e peixes associados (Ollerton et al. 2007) e mesmo em relações parasita-hospedeiro (Vazquez et al. 2005; Löwenberg-Neto 2008) e planta-herbívoros (Lewinsohn et al. 2006).

O reconhecimento de padrões na associação entre espécies é um dos objetivos mais antigos da ecologia. A ecologia de comunidades, de uma forma geral, tem focado em duas questões principais, o desenvolvimento de métodos adequados para a detecção de padrões e identificação dos processos relacionados a estes padrões. E a exploração de padrões de aninhamento tem recebido atenção especial neste contexto (Lewinsohn et al. 2006). No caso de redes de interação de espécies como plantas-polinizadores, as análises de aninhamento têm se mostrado uma ferramenta útil para a detecção de particularidades ecológicas e evolutivas destas interações (Ulrich et al. 2009). Além disso, existem poucas informações referentes à organização estrutural de redes mutualistas com grande número de espécies, apesar da potencial importância delas na manutenção da diversidade biológica (Bascompte et al. 2003).

No que diz respeito a tipos de interação altamente diversificados e com grande variabilidade no grau de especificidade dos seus componentes, como o caso de muitas interações mutualistas (p. ex. planta-polinizador e planta-frugívoro), os padrões evolutivos e a dinâmica envolvida na estruturação destas interações podem ser extremamente difíceis de ser decifradas (Lewinsohn et al. 2006). Mas o entendimento destas redes de interação depende do conhecimento da contribuição de diferentes processos ecológicos e evolutivos relacionados à geração dos padrões encontrados nestas relações (Thompson 2006; Rezende et al. 2007a). Neste cenário, as relações filogenéticas das espécies envolvidas nas matrizes de interação devem ser levadas em consideração, uma vez que as interações podem ser dependentes da história evolutiva dos grupos e não apenas de processos

ecológicos atuais (Rezende et al. 2007a).

Em sendo assim, o presente trabalho se propõe a estudar a estrutura das relações existentes entre espécies de Euglossina e as plantas visitadas por estas abelhas para a coleta de compostos aromáticos.

## 2. OBJETIVOS

O objetivo deste capítulo é estudar a estrutura das interações existentes entre espécies de Euglossina e as plantas utilizadas para a coleta de substâncias aromáticas.

Seus objetivos específicos são:

- a) testar a existência de estruturação na matriz de interações entre abelhas euglossíneas e as plantas fornecedoras de compostos aromáticos (padrão);
- b) verificar a ocorrência de estruturação filogenética no número de interações das espécies de abelhas com as espécies de plantas, bem como o padrão evolutivo envolvido (mecanismo);
- c) verificar a existência de relação entre o número de interações e o tamanho da área de vida em espécies de abelhas do gênero *Eulaema* (mecanismo).

## 3. MATERIAL E MÉTODOS

### 3.1. Matrizes de dados

Interações planta-polinizador podem ser expressas por uma matriz de interações em que as plantas estão dispostas nas linhas e as espécies de animais nas colunas. Um elemento  $a_{ij}$  de uma matriz deste tipo é igual a 1 quando houver interação entre a planta  $i$  e o animal  $j$ , e igual a zero quando ocorrer o contrário (Bascompte et al. 2003). Desta forma, matrizes binárias de interações entre as espécies de Euglossina e as plantas visitadas por estas abelhas, para coleta de compostos aromáticos, foram construídas a partir da compilação de dados disponíveis em literatura. Optou-se pela confecção de três matrizes, compreendendo diferentes níveis de generalidade no que diz respeito às relações entre abelhas e plantas (ver Lewinsohn et al. 2006): (i) interações entre os

machos euglossíneos e plantas de todas as famílias vegetais fornecedoras de compostos aromáticos (M1), (ii) interações entre machos e espécies de Orchidaceae (M2); (iii) interações entre machos e apenas as orquídeas polinizadas por eles (M3). Na construção desta última matriz, as transferências de polinários de orquídeas por espécies de Euglossina foram considerados suficientes para a caracterização de eventos de polinização. As espécies que transportam polinários provavelmente são os polinizadores efetivos de uma orquídea (ver Ackerman 1983).

A principal fonte destas informações foi o trabalho de Ramírez et al. (2002), uma vez que estes autores se propuseram a “compilar todas as espécies de plantas (tanto orquídeas quanto outras famílias) utilizadas pelas abelhas euglossinas” (Ramírez et al. 2002:9). Entretanto, optou-se também pela consulta direta a alguns dos principais trabalhos utilizados como fonte primária por Ramírez et al. (2002): Williams (1982); Kimsey (1982); Ackerman (1983); Roubik & Ackerman (1987) e Oliveira (2000). Outros trabalhos mais recentes (Roubik & Hanson 2004; Cancino & Damon 2007; Damon & Salas-Roblero 2007; Bembé 2007 e Hentrich et al. 2007) também foram incluídos na confecção da matriz de interações. Importante ressaltar que os dados de interação somente foram utilizados nos casos onde tanto abelhas quanto plantas se encontravam identificados em nível específico.

### **3.2. Análises de aninhamento e de estruturação das matrizes**

A temperatura da matriz (Atmar & Patterson 1993) foi calculada como medida de aninhamento. Este parâmetro está baseado na distância de presenças e ausências inesperadas à diagonal da matriz de incidência que representa o aninhamento perfeito. Os valores de T variam entre 0 e 100, onde temperatura igual a zero representa uma matriz perfeitamente aninhada, enquanto temperaturas altas (temperatura máxima igual a 100°) estão associadas a matrizes sem este tipo de estruturação (Ulrich et al. 2009).

Os valores de temperatura foram calculados através dos programas *NTC (Nestedness Temperature Calculator)*; Atmar & Patterson 1995) e *Nestedness* (Ulrich 2006). Neste último programa, a estruturação da matriz foi testada contra modelos nulos sob os algoritmos fixo-fixo (FF) e fixo-equiprovável (FE). Sob o algoritmo FF, o número de interações de cada abelha e o número de espécies de abelhas relacionadas a cada planta é mantido. Já com relação ao segundo algoritmo (FE), o número de interações é mantido, mas a chance de que uma determinada abelha

interaja com uma planta qualquer é a mesma (ver Ulrich & Gotelli 2007). No caso de ambos os algoritmos, foram utilizadas 1000 iterações e em todas estas análises a matriz foi ordenada de acordo com os números de interações (do maior para o menor).

Padrões de aninhamento e padrões *checkerboard* (Diamond 1975) são estruturas mutuamente exclusivas em uma matriz porque uma estrutura aninhada assume, intrinsecamente, compartilhamento de hospedeiros (neste caso em particular, de plantas fornecedoras de compostos) enquanto o *checkerboard* depende do número de pares de espécies que nunca co-ocorrem. Assim, a corroboração de um padrão de compartilhamento de plantas pode ser assumida como uma evidência de aninhamento (ver Löwenberg-Neto 2008; Ulrich et al. 2009). Para medida do *checkerboard* calcularam-se os valores de *C-score* (Stone & Roberts, 1990) para ambas as matrizes, valores estes que foram testados contra modelos nulos (5.000 iterações) no programa *EcoSim 7.0* (Gotelli & Entsminger 2006), também sob os algoritmos fixo-fixo (FF) e fixo-equiprovável (FE).

Análises de correlação podem ser utilizadas para quantificar a assimetria no nível de especialização em matrizes de interação (Vázquez & Simberloff 2002). Neste caso, estuda-se a associação entre o número de interações de uma espécie  $i$  ( $s_i$ , como medida do grau de especialização) e a média dos valores de  $s$  das espécies que interagem com a espécie  $i$  ( $p_i$ ) como medida de assimetria no nível de especialização. Uma correlação positiva indicaria especialização simétrica nos componentes da matriz, enquanto correlações negativas indicariam assimetria nas especializações (Vázquez & Aizen 2004). Desta forma, as correlações entre os valores de  $s$  e  $p$  para as espécies de abelhas das três matrizes foram calculados para determinar o grau de assimetria da matriz.

Foi demonstrado recentemente que a distribuição das freqüências das interações por espécie (distribuição dos graus) em redes de interação plantas x animais freqüentemente decai na forma de uma distribuição de lei de potência (Jordano et al. 2003). Desta forma, também avaliamos a distribuição dos graus das espécies de abelhas nas três matrizes, através de gráficos de correlação log – log do número de interações ( $k$ ) e da freqüência dos valores de interação em cada matriz (ver Guimarães et al. 2007a).

### 3.3. Redes de interação

Outra forma de representar as interações entre plantas e animais visitantes é através de redes

bipartidas (Memmott 1999). As interações entre as espécies são dispostas na forma de linhas que conectam as plantas (de um lado da rede) e os seus visitantes (do outro lado), em ordem decrescente no número de interações (ver Jordano et al. 2003; Lewinsohn et al. 2006). A partir das três matrizes de interação foram construídas redes bipartidas com o auxílio do programa *Pajek 1.20* (Batagelj & Mrvar 1996).

### 3.4. Estruturação filogenética do número de interações das espécies de Euglossina

A influência da filogenia, e a evolução do número de interações ( $k$ ; ver Proulx et al. 2005) das espécies de Euglossina com as plantas fornecedoras de compostos, foram estudadas através de análises no pacote *Continuous* do programa *BayesTraits* (Pagel & Meade 2007). Estas análises exigem a construção de arquivos contendo os dados referentes ao caráter em estudo (neste caso o número de interações,  $k$ ) e pelo menos uma hipótese das relações filogenéticas entre as espécies envolvidas (ver Pagel & Meade 2007).

Em sendo assim, utilizaram-se os arquivos contendo as árvores de verossimilhança resultantes da análise das relações filogenéticas das espécies de Euglossina com base em cinco genes (60 táxons e 3.229 caracteres; ver capítulo 1 para a metodologia de análise filogenética e de escolha dos terminais) e apenas das espécies do gênero *Eulaema* (seguindo os mesmos cinco genes e a mesma metodologia das análises para todas as espécies de Euglossina). Como o programa *Continuous* necessita de árvores enraizadas (Pagel & Meade 2007), o enraizamento das topologias foi feito de acordo com os resultados encontrados no capítulo 1 (tanto para Euglossina em geral quanto para *Eulaema*). Foram realizadas análises considerando todas as árvores encontradas ao longo das análises de verossimilhança (arquivo *log* fornecido pelo programa Garli; ver capítulo 1) e apenas a melhor árvore encontrada. Além disso, realizaram-se análises envolvendo todas as espécies dos cinco gêneros de Euglossina e apenas as espécies do gênero *Eulaema*. Com relação ao número de interações, foram utilizados os dados resultantes do somatório do número de interações de cada espécie nas matrizes construídas conforme o item 3.1. Neste caso, entretanto, também foram considerados os eventos de interação entre uma espécie de abelha e uma planta sem identificação em nível específico.

Nas análises no pacote *Continuous* são avaliados dois modelos de evolução, *A* (que assume que a evolução da característica segue um modelo *random-walk* padrão), e *B* (que assume evolução

direcional do caráter analisado). Além disso, este programa permite a estimativa de três parâmetros: lambda ( $\lambda$ ), que incorpora a contribuição da filogenia à evolução do caráter em questão; kappa ( $\kappa$ ), que incorpora a informação existente nos comprimentos de cada ramo; e delta ( $\delta$ ), que incorpora a informação referente à distância entre a raiz e o ápice da filogenia. Realizaram-se 1.000.000 de tentativas de verossimilhança por árvore para estimar os valores de verossimilhança relacionados à adoção de cada um dos modelos e para estimar o valor de cada um dos parâmetros. O teste de hipóteses envolve a comparação dos valores de verossimilhança (LR, *likelihood ratio test*; ver discussão em Pagel 1997) da seguinte forma:  $LR = 2 [\log\text{-verossimilhança (melhor modelo)} - \log\text{-verossimilhança (pior modelo)}]$ . A distribuição destes valores segue a distribuição de qui-quadrado ( $\chi^2$ ), sendo que os graus de liberdade podem ser calculados a partir da diferença do número de parâmetros de cada modelo (ver Pagel 1997; Pagel & Meade 2007). Como utilizaram-se várias árvores filogenéticas nas análises, o que resultou em mesmo número de valores de verossimilhança para cada parâmetro, os testes de hipóteses foram feitos da forma mais conservadora possível, adotando-se os menores valores de verossimilhança associados aos valores estimados de cada parâmetro.

### 3.5. Relação entre os valores de $k$ e a distribuição geográfica de espécies de *Eulaema*

Registros de distribuição das espécies de *Eulaema* incluídas nas análises do item 3.4. (relações filogenéticas e número de  $k$ ) foram adquiridos na revisão do gênero feita por Oliveira (2000). As coordenadas relacionadas a estes registros foram obtidas em sítios especializados (ver Löwenberg-Neto 2007) e as áreas de vida das espécies envolvidas foram estimadas através do cálculo da área dos polígonos mínimos convexos (Harris et al. 1990) de cada espécie. Nestas estimativas, foram desconsideradas as áreas situadas sobre os oceanos. O cálculo destas áreas foi realizado no programa *ArcGIS 9* (ESRI 2004).

Análise de correlação entre as variáveis “número de graus” e “distribuição geográfica” foram realizadas no pacote *PDAP* (Midford et al. 2005) para o programa *Mesquite* (Maddison & Maddison 2006), que utiliza o método de contrastes independentes (Felsenstein 1985) para estas comparações.

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Matrizes de Dados

A primeira matriz (M1) foi constituída por 114 espécies de abelhas e 263 de plantas (tamanho da matriz: 377). Das 29.982 interações possíveis na matriz, foram registradas 759 interações (conectância,  $C = 0,025$ ). Cada espécie de abelha visitou, em média, 6,6 espécies de plantas (grau médio das abelhas: 6,657) e cada planta foi visitada, em média, por 2,8 espécies de Euglossina (grau médio das plantas: 2,885). *Eulaema cingulata* foi a espécie com maior valor de  $k$ , buscando compostos aromáticos em 56 espécies de plantas. Com relação às plantas, *Gongora quinquenervis* (Orchidaceae) foi a espécie com mais registros de interação com os euglossíneos, sendo visitada por 28 espécies. Metade das abelhas da matriz apresentou valor de  $k$  entre um e quatro, e das 114 espécies de abelhas, apenas 28 (24,56%) visitaram uma única espécie vegetal (figura 1). No que diz respeito às plantas, registrou-se uma única interação com abelhas para 123 das 263 espécies incluídas na matriz (46,76%). Entretanto, poucas interações envolveram tanto abelhas quanto plantas estritamente especialistas (espécies com  $k = 1$ ): foram apenas 11 registros dentro dos 759 observados na matriz (1,44%). Verificou-se ainda que o número médio de interações foi bastante diferente quando se considera os cinco gêneros de Euglossina separadamente (*Aglae*: 1,000; *Eufriesea*: 3,364; *Euglossa*: 6,575; *Eulaema*: 12,176; *Exaerete*: 10,000). O único caso de coleta de compostos por *Aglae caerulea* (espécie-irmã dos outros Euglossina; ver capítulo 1) foi registrada nesta matriz, uma vez que esta espécie coleta compostos em flores de uma espécie de *Anthurium* (Araceae) (ver Hentrich et al. 2007).

Os resultados encontrados usando a matriz M2 foram bastante semelhantes aos da primeira matriz (M1). O levantamento de dados possibilitou a construção de uma matriz envolvendo 107 espécies de Euglossina e 226 de Orchidaceae (tamanho da matriz: 333). Neste caso também, a conectância da matriz foi baixa ( $C = 0,027$ ): das 24182 interações possíveis, 664 foram registradas de fato. O grau médio tanto das abelhas (6,205) quanto das orquídeas (2,938) foram bastante similares aos da primeira matriz. *Eulaema cingulata* apareceu mais uma vez como a espécie com maior número de conexões (50), e o número de interações de *Gongora quinquenervis* (a espécie de planta visitada por mais espécies de abelhas) manteve-se o mesmo. Pouco mais de 27% das espécies de Euglossina (29 espécies) visitaram apenas uma espécie de orquídea e, de novo, metade destas espécies apresentou valor de  $k$  entre um e quatro (figura 1). A proporção de orquídeas que interagiu com uma única espécie de abelha praticamente não se alterou, quando comparada à matriz geral



(46,46%; 105 espécies). Como na primeira matriz, todavia, a proporção de relações envolvendo espécies de Euglossina e Orchidaceae estritamente especialistas também foi muito baixa (nove ocorrências; 1,35% das interações da matriz). Novamente os graus médios dos diferentes gêneros de abelhas foram sensivelmente diferentes: *Eufriesea*: 3,000; *Euglossa*: 6,225; *Eulaema*: 11,312; *Exaerete*: 8,000).

Com relação a M3, mais uma vez os resultados foram muito semelhantes aos das matrizes considerando níveis mais gerais de análise. A matriz englobou as relações existentes entre 105 espécies de Euglossina e 209 de orquídeas polinizadas por estas abelhas (tamanho da matriz: 314). Uma vez mais, a proporção de interações dentre todas as interações possíveis foi baixa ( $C = 0,029$ ; 639 interações em 21945 possíveis). O grau médio dos euglossíneos (6,085) e das orquídeas polinizadas (3,057) foram muito semelhantes aos da matriz considerando orquídeas em geral, independente de polinização. O valor de  $k$  de *Gongora quinquenervis* manteve-se inalterado e o de *Eulaema cingulata* foi ligeiramente mais baixo (48). 27 espécies de abelhas (25,71%) coletaram compostos aromáticos e polinizaram uma única espécie de orquídea, e, mais uma vez, em metade dos casos, as abelhas estiveram envolvidas com até quatro espécies de orquídeas. Neste caso específico de uma matriz envolvendo interações mais fortes entre as espécies (polinização; ver Roubik & Hanson 2004), é importante ressaltar que dezesseis espécies de Euglossina estiveram envolvidas na polinização de pelo menos dez espécies de orquídeas. O caso mais extremo é o de *Eulaema cingulata*, que esteve envolvida na polinização de 48 orquídeas. Além disso, observou-se que *Gongora quinquenervis* foi polinizada por 28 espécies de Euglossina que coletavam compostos aromáticos em suas flores (figura 1). Por outro lado, 92 espécies de orquídeas (44,01%) foram polinizadas por uma única espécie de abelha. Mas aqui, também, apenas nove interações envolveram espécies estritamente especialistas. O grau médio de cada gênero de Euglossina foi bastante diferente na análise desta matriz: *Eufriesea*: 2,923; *Euglossa*: 6,000; *Eulaema*: 11,733; *Exaerete*: 7,500).

## **4.2. Estruturação das matrizes**

### **4.2.1. Análises de aninhamento**

As temperaturas calculadas para as matrizes no programa NTC (respectivamente 3,33°, 3,39° e 3,59° para as M1, M2 e M3) não puderam ser consideradas uma vez que não foi possível testá-las

contra probabilidades derivadas de análises contra modelos nulos neste programa (limitações computacionais em decorrência do tamanho das matrizes). Pode-se perceber, entretanto, que as temperaturas das matrizes são bem baixas, sugerindo que ocorra este tipo de estruturação.

Com relação aos resultados das análises do programa *Nestedness*, a temperatura das matrizes corroborou a existência de estruturação aninhada (**M1 FF**:  $T = 4,60^\circ$ ;  $T_{SIM} = 4,02^\circ$ ;  $SD = 0,17$ ;  $CI_{95\%} = 3,69^\circ - 4,37^\circ$ ; **FE**:  $T = 4,60^\circ$ ;  $T_{SIM} = 7,51^\circ$ ;  $SD = 0,27$ ;  $CI_{95\%} = 7,00^\circ - 8,01^\circ$ ; **M2 FF**:  $T = 4,80^\circ$ ;  $T_{SIM} = 4,36^\circ$ ;  $SD = 0,19$ ;  $CI_{95\%} = 4,00^\circ - 4,73^\circ$ ; **FE**:  $T = 4,80^\circ$ ;  $T_{SIM} = 7,97^\circ$ ;  $SD = 0,31$ ;  $CI_{95\%} = 7,35^\circ - 8,57^\circ$ ; **M3 FF**:  $T = 4,86^\circ$ ;  $T_{SIM} = 4,55^\circ$ ;  $SD = 0,21$ ;  $CI_{95\%} = 4,13^\circ - 4,96^\circ$ ; **FE**:  $T = 4,86^\circ$ ;  $T_{SIM} = 8,32^\circ$ ;  $SD = 0,32$ ;  $CI_{95\%} = 7,65^\circ - 8,96^\circ$ ) (figuras 2–4). Sob o algoritmo FF, as temperaturas das matrizes mostraram-se muito próximas aos limites superiores do intervalo de confiança, e a significância do aninhamento pode ser discutível. Entretanto, apesar de ser o algoritmo mais restritivo, o algoritmo FF pode não detectar a presença de aninhamento quando este esteja presente (probabilidade considerável de erro tipo II) (ver Ulrich & Gotelli 2007). Porém as temperaturas analisadas sob o algoritmo FE mostraram-se muito distantes do limite inferior dos intervalos de confiança, o que atesta a existência deste padrão. Desta forma, considerou-se que a estruturação aninhada das matrizes como estatisticamente suportadas.

#### 4.2.2. Análises de co-ocorrência

As análises de co-ocorrência (*C-score*) confirmaram o padrão de utilização conjunta das espécies vegetais para a coleta de recursos aromáticos pelos euglossíneos. Em uma comunidade com predomínio de especialistas (onde as plantas não seriam, portanto, compartilhadas), o *C-score* deveria ser significativamente maior que o esperado por acaso (ver Gotelli & Entsminger 2006). Os resultados de *C-score* encontrados aqui sugerem que as plantas sejam compartilhadas pelas abelhas (**M1 FF**:  $C_{OBS} = 6,541$ ;  $C_{SIM} = 6,480$ ;  $P(obs < sim) = 0,918$ ; **FE**:  $C_{OBS} = 6,541$ ;  $C_{SIM} = 7,473$ ;  $P(obs < sim) = 0,000$ ; **M2 FF**:  $C_{OBS} = 6,732$ ;  $C_{SIM} = 6,643$ ;  $P(obs < sim) = 0,995$ ; **FE**:  $C_{OBS} = 6,732$ ;  $C_{SIM} = 7,680$ ;  $P(obs < sim) = 0,000$ ; **M3 FF**:  $C_{OBS} = 7,228$ ;  $C_{SIM} = 7,123$ ;  $P(obs < sim) = 0,993$ ; **FE**:  $C_{OBS} = 7,228$ ;  $C_{SIM} = 8,271$ ;  $P(obs < sim) = 0,000$ ). Como no caso das análises de alinhamento, devido à possibilidade de erro tipo II do algoritmo FF (ver Ulrich & Gotelli 2007) e aos valores significativamente menores sob o algoritmo FE, considerou-se que os valores de *C-score* para as três matrizes são menores que os esperados por acaso. Os resultados de *C-score* não confirmam,

necessariamente, os padrões de aninhamento, mas refutam a existência de padrões *checkerboard* que são incongruentes com padrões de aninhamento (Almeida-Neto et al. 2007; ver Ulrich et al. 2009).

#### 4.2.3. Análises de assimetria

A assimetria nas relações entre as abelhas e as plantas nas quais buscam compostos, para as três matrizes analisadas, pode ser observada nas figura 5. Nos três casos, foram encontrados valores positivos de correlação entre  $s$  e  $p$  para a relação abelhas x plantas (**M1**:  $r= 0,0781$ ;  $p= 0,4088$ ; **M2**:  $r= 0,0429$ ;  $p= 0,6606$ ; **M3**:  $r= 0,0329$ ;  $p= 0,7412$ ), embora estas correlações sejam fracas e não significativas. Correlações positivas indicariam especialização simétrica nas relações analisadas (Vázquez & Aizen 2004).

#### 4.2.4. Análise da distribuição dos graus

A distribuição acumulada dos graus para as abelhas, nas três matrizes, decaiu na forma da distribuição de lei de potência truncada (figura 6).

### 4.3. Redes de interação

A análise das três redes bipartidas (construídas a partir das matrizes M1, M2 e M3) confirma o padrão de aninhamento encontrado em outras análises. A análise visual das redes permite observar que (i) o maior número de interações se concentra na parte superior da rede (maior número de interações entre abelhas generalistas e plantas generalistas); (ii) o grande número de linhas diagonais é condizente com padrões de aninhamento: tendência na relação entre generalistas e especialistas; (iii) a existência de poucas linhas paralelas demonstra a existência de poucas relações entre abelhas e plantas estritamente especialistas (ver Lewinsohn et al. 2006; Guimarães et al. 2007b; Löwenberg-Neto 2008) (figuras 7–9).

#### 4.4. Estruturação filogenética e evolução do número de interações ( $k$ ) nas espécies de Euglossina

As análises da estruturação filogenética e da evolução do número de interações para cada espécie de Euglossina apresentaram resultados semelhantes para os três níveis de relações estudadas (M1, M2 e M3). Nas três análises, o modelo de evolução A mostrou-se mais apropriado para os dados analisados (**M1**: LR= 1,954,  $p > 0,05$ ; **M2**: LR= 1,438,  $p > 0,05$ ; **M3**: LR= 3,440,  $p > 0,05$ ). Com relação aos três parâmetros analisados, os resultados também foram semelhantes (**M1**:  $\lambda = 0,308$ ; LR  $\lambda \times \lambda_0 = 24,851$ ,  $p < 0,01$ ; LR  $\lambda \times \lambda_1 = 30,778$ ,  $p < 0,01$ ;  $\kappa = 0,751$ ; LR  $\kappa \times \kappa_0 = 12,261$ ,  $p < 0,01$ ; LR  $\kappa \times \kappa_1 = 0,795$ ,  $p > 0,05$ ;  $\delta = 1,482$ ; LR  $\delta \times \delta_{0,01} = 22,843$ ,  $p < 0,01$ ; LR  $\delta \times \delta_1 = 2,494$ ,  $p > 0,05$ ; **M2**:  $\lambda = 0,299$ ; LR  $\lambda \times \lambda_0 = 20,686$ ,  $p < 0,01$ ; LR  $\lambda \times \lambda_1 = 27,443$ ,  $p < 0,01$ ;  $\kappa = 0,747$ ; LR  $\kappa \times \kappa_0 = 13,120$ ,  $p < 0,01$ ; LR  $\kappa \times \kappa_1 = 1,350$ ,  $p > 0,05$ ;  $\delta = 1,493$ ; LR  $\delta \times \delta_{0,01} = 25,249$ ,  $p < 0,01$ ; LR  $\delta \times \delta_1 = 2,351$ ,  $p > 0,05$ ; **M3**:  $\lambda = 0,242$ ; LR  $\lambda \times \lambda_0 = 12,194$ ,  $p < 0,01$ ; LR  $\lambda \times \lambda_1 = 23,551$ ,  $p < 0,01$ ;  $\kappa = 0,667$ ; LR  $\kappa \times \kappa_0 = 11,346$ ,  $p < 0,01$ ; LR  $\kappa \times \kappa_1 = 4,559$ ,  $p < 0,05$ ;  $\delta = 1,589$ ; LR  $\delta \times \delta_{0,01} = 27,559$ ,  $p < 0,01$ ; LR  $\delta \times \delta_1 = 3,831$ ,  $0,1 < p < 0,05$ ).

Em se tratando do parâmetro  $\lambda$ , os valores encontrados demonstram que a contribuição da filogenia é mínima na variação do número de  $k$  entre as espécies de Euglossina. Valores intermediários de  $\lambda$  quantificam o quanto a filogenia está relacionada à variação do caráter analisado, sendo que  $\lambda = 0$  indicaria influência nula da filogenia, e  $\lambda = 1$  estaria associado a um cenário onde a evolução do caráter refletiria a proporção exata da história conjunta dos terminais. Os valores de  $\kappa$  sugerem haver um cenário de estase em ramos longos na evolução do número de interações entre as abelhas e plantas. Nas análises envolvendo M1 e M2, entretanto, o teste de hipóteses mostrou não haver diferença significativa entre os valores de verossimilhança associados a  $\kappa$  estimado e a  $\kappa = 1$  ( $\kappa = 1$  indica haver gradualismo padrão na evolução do caráter analisado). Já no caso de M3, o teste de hipóteses indicou haver diferença significativa nos valores de verossimilhança em questão, corroborando a ocorrência de estase nos ramos longos no que diz respeito à evolução de  $k$ . Os resultados relacionados ao parâmetro  $\delta$  ( $\delta > 1$ ), por sua vez, sugerem que a evolução do caráter  $k$  se deu de forma tardia, como resultado de adaptações específicas de cada terminal considerado na análise. Os testes de hipóteses relacionados ao parâmetro  $\delta$ , da mesma forma que em  $\kappa$ , mostraram que em relação a M1 e M2 os valores de verossimilhança associados a  $\delta > 1$  não são significativamente menores que os associados a  $\delta = 1$  (que propõe ter havido gradualismo padrão). Em M3, entretanto,  $\delta > 1$  é significativamente corroborado. Importante

ressaltar que em todos os casos, porém, as diferenças dos valores de verossimilhança associados a  $\delta > 1$  são altamente significativas quando comparadas aos valores associados a  $\delta < 1$  (que prevê a ocorrência de radiação adaptativa).

As análises considerando apenas o gênero *Eulaema* não puderam ser realizadas com o arquivo contendo todas as árvores de verossimilhança encontradas ao longo da busca realizada no programa *Garli* (ver metodologia). O programa *Continuous* pode realizar análises tendo como base topologias não totalmente resolvidas (Pagel & Meade 2007), mas o número de politomias por árvore encontrado ao longo da busca pela melhor árvore de verossimilhança excederam o limite do programa. Em sendo assim, as análises foram realizadas tendo como base apenas a melhor topologia encontrada pelo programa *Garli*, que se encontrava totalmente resolvida. Os resultados encontrados para os três níveis de análise, mais uma vez, foram semelhantes e o modelo de evolução A foi o escolhido através do teste de hipóteses para todas as matrizes (**M1**: LR= 3,215,  $p > 0,05$ ; **M2**: LR= 3,090,  $p > 0,05$ ; **M3**: LR= 3,273,  $p > 0,05$ ). Dos valores estimados dos parâmetros estudados (**M1**:  $\lambda = 0$ ;  $\kappa = 2,999$ ;  $\delta = 2,392$ ; **M2**:  $\lambda = 0$ ;  $\kappa = 2,999$ ;  $\delta = 2,338$ ; **M3**:  $\lambda = 0$ ;  $\kappa = 2,999$ ;  $\delta = 2,653$ ), apenas o parâmetro  $\delta$  apresentou resultados confiáveis. Nos testes de hipóteses relacionados aos parâmetros  $\lambda$  e  $\kappa$ , os valores de verossimilhança associados aos parâmetros não diferiram estatisticamente dos valores associados a estes parâmetros quando eles eram iguais a zero e a um (**M1**: LR  $\lambda \times \lambda_0 = 0$ ,  $p > 0,05$ ; LR  $\lambda \times \lambda_1 = 2,808$ ,  $p > 0,05$ ; LR  $\kappa \times \kappa_0 = 0,084$ ,  $p > 0,05$ ; LR  $\kappa \times \kappa_1 = 0,666$ ,  $p > 0,05$ ; **M2**: LR  $\lambda \times \lambda_0 = 0$ ,  $p > 0,05$ ; LR  $\lambda \times \lambda_1 = 2,582$ ,  $p > 0,05$ ; LR  $\kappa \times \kappa_0 = 0,705$ ,  $p > 0,05$ ; LR  $\kappa \times \kappa_1 = 1,114$ ,  $p > 0,05$ ; **M3**: LR  $\lambda \times \lambda_0 = 0$ ,  $p > 0,05$ ; LR  $\lambda \times \lambda_1 = 3,082$ ,  $p > 0,05$ ; LR  $\kappa \times \kappa_0 = 0,176$ ,  $p > 0,05$ ; LR  $\kappa \times \kappa_1 = 0,686$ ,  $p > 0,05$ ). Em sendo assim, as respostas associadas aos parâmetros  $\lambda$  e  $\kappa$  não foram consideradas. Já com relação ao parâmetro  $\delta$ , os valores de verossimilhança associados às estimativas do parâmetro foram significativamente diferentes dos valores associados à  $\delta = 0,01$ , o que permite dizer que não houve radiação adaptativa na evolução de  $k$  dentro do gênero *Eulaema* (**M1**: LR  $\delta \times \delta_{0,01} = 6,323$ ,  $p < 0,01$ ; **M2**: LR  $\delta \times \delta_{0,01} = 6,136$ ,  $p < 0,01$ ; **M3**: LR  $\delta \times \delta_{0,01} = 7,024$ ,  $p < 0,01$ ). À semelhança do que ocorreu nas análises envolvendo os euglossíneos em geral, a verossimilhança associada aos valores estimados de  $\delta$  não diferiram da verossimilhança relacionada à  $\delta = 1$  (**M1**: LR  $\delta \times \delta_1 = 1,075$ ,  $p > 0,05$ ; **M2**: LR  $\delta \times \delta_1 = 0,986$ ,  $p > 0,05$ ; **M3**:  $\delta \times \delta_1 = 1,456$ ,  $p > 0,05$ ) e, assim, não é possível afirmar que ocorreu evolução tardia e específica para cada terminal (cenário estabelecido quando  $\delta > 1$ ) ou evolução gradual (cenário associado a  $\delta = 1$ ).

#### 4.5. Relação entre os valores de $k$ e a distribuição geográfica de espécies de *Eulaema*

Construíram-se mapas de distribuição das oito espécies de *Eulaema* incluídas na análise da evolução de  $k$  (*Eulaema meriana*: 236 dados de presença; *E. cingulata*: 232; *E. nigrita*: 223; *E. polychroma*: 104; *E. mocsaryi*: 82; *E. polyzona*: 33; *E. speciosa*: 19; *E. peruviana*: 13; figura 10). Das 942 localidades consideradas na confecção dos oito mapas, não foi possível precisar a correta localização geográfica de apenas 26 (2,76%) delas. Os polígonos construídos para estimar a área de vida de cada espécie (*Eulaema meriana*: área do polígono 728,301; *E. cingulata*: 1094,728; *E. nigrita*: 1033,021; *E. polychroma*: 360,193; *E. mocsaryi*: 544,316; *E. polyzona*: 231,055; *E. speciosa*: 68,180; *E. peruviana*: 416,093) apesar de não serem uma medida direta de área, apresentam tamanho proporcional, o que torna possível a utilização destes valores em análises comparativas (P. Löwenberg-Neto, comunicação pessoal). A análise de contrastes independentes mostrou haver correlação positiva entre o número de interações ( $k$ ) de cada espécie e sua área de vida nas três matrizes analisadas (**M1**:  $r = 0,751$ ,  $p = 0,038$ ; **M2**:  $r = 0,777$ ,  $p = 0,023$ ; **M3**:  $r = 0,794$ ,  $p = 0,018$ ).

### 5. DISCUSSÃO

#### 5.1. Estruturação das interações entre machos de *Euglossina* e plantas produtoras de compostos aromáticos

A existência de aninhamento nas três matrizes de interações entre os euglossíneos e as plantas nas quais estas abelhas coletam substâncias aromáticas é mais um exemplo que corrobora a hipótese de que este tipo de estruturação seja amplamente distribuído nas relações entre plantas e visitantes florais (p. ex. Bascompte et al. 2003). Esperava-se que o padrão de estruturação das matrizes pudesse se alterar com a mudança no nível de análise, partindo de uma relação mais geral (a de espécies de *Euglossina* e plantas de diferentes famílias, sem envolver necessariamente polinização) para uma mais específica (relação entre as abelhas e orquídeas polinizadas por elas) e que caracterizaria uma relação de mutualismo (ver Lewinsohn et al. 2006). Os valores das temperaturas, entretanto, mostraram-se bem próximos nas três matrizes avaliadas, o que permite concluir que o nível de estruturação é praticamente o mesmo nestes três casos.

A existência desta estruturação também pode ser observada com a análise visual das redes

bipartidas de interação. Nestas redes, uma estrutura aninhada fica evidente quando a densidade das interações (número de conexões) vai diminuindo de cima para baixo em cada um dos lados da rede (Lewinsohn et al. 2006). Foi possível observar que o maior número de interações se concentra na parte superior da rede, demonstrando o grande número de interações entre plantas e abelhas generalistas, além do grande número de linhas diagonais que mostram a tendência na relação entre generalistas e especialistas. A pouca quantidade de linhas paralelas atesta a existência de poucas relações entre abelhas e plantas estritamente especialistas, o que não seria esperado em uma rede aninhada (ver Lewinsohn et al. 2006; Guimarães et al. 2007b; Löwenberg-Neto 2008).

Os valores de *C-score* também fornecem evidência para a existência de um padrão de aninhamento nas matrizes. No presente caso, de interações entre plantas e abelhas, a existência de aninhamento assume o uso compartilhado de plantas por espécies de abelhas, enquanto a existência de um padrão *chequerboard* dependeria da existência de pares de espécies de abelhas que nunca compartilhariam uma determinada planta. Embora não corrobore, necessariamente, o aninhamento, os valores de *C-score* encontrados refutam a existência de um padrão *chequerboard* que seria incongruente com o padrão de aninhamento (Almeida-Neto et al. 2007).

As análises de simetria das matrizes, entretanto, não se mostraram compatíveis com os padrões de aninhamento. Valores positivos de correlação indicariam simetria nas relações, ou seja, espécies generalistas interagindo com generalistas (o que também é sugerido em análises de aninhamento) mas, também, interação preferencial entre especialistas, o que não é compatível com um padrão de aninhamento. Os padrões de assimetria, contudo, devem ser contrastados com modelos nulos, na ausência de um mecanismo hipotético (p. ex. coevolução entre plantas e animais especialistas, como no presente caso). Como observado por Vázquez & Aizen (2004), duas matrizes de interação com valores extremamente diferentes de *s* e *p* podem apresentar o mesmo valor de correlação quando a simetria das relações for testada desta forma. Em sendo assim, a adoção de coeficientes de correlação como medida da simetria das interações, ainda mais sem a utilização de modelos nulos, não parece ser apropriada (Vázquez & Aizen 2004). Outra questão, no caso das matrizes aqui estudadas, é que os valores de correlação que indicariam a simetria são muito baixos e não significativos. Desta forma, a evidência contra a existência de aninhamento sugerida pelos coeficientes de correlação é discutível e iria contra o que parece ser um padrão muito forte nas relações de mutualismo entre plantas e animais: a de que elas são fortemente assimétricas (p. ex. Jordano 1987; Olesen & Jordano 2002; Guimarães et al. 2007; Krishna et al. 2008).

Outra questão que merece ser discutida é a da relação existente entre os padrões de aninhamento e características das matrizes. A temperatura, métrica mais utilizada na detecção de padrões de aninhamento em matrizes, está positivamente correlacionada com o tamanho da matriz (Wright et al. 1998; Almeida-Neto et al. 2008; Ulrich et al. 2009) e, assim, a probabilidade de erro tipo I aumenta à medida que a matriz se torna maior e mais preenchida (Rodríguez-Gironés & Santamaría 2006; Ulrich & Gotelli 2007). Além disso, Greve & Chown (2006) demonstraram que a temperatura da matriz responde de uma forma inadequada à adição de ocorrências extras de espécies raras e não-aninhadas na matriz. Ulrich et al. (2009) sugerem, inclusive, que outras métricas além da temperatura devam ser preferencialmente utilizadas no cálculo do aninhamento em matrizes de interações. Entretanto, segundo estes mesmo autores, estas questões relacionadas à escolha de métricas ainda não são suficientemente claras (ver Ulrich et al. 2009). A robustez das hipóteses sugeridas em trabalhos que utilizaram a temperatura da matriz como medida de aninhamento, além da corroboração sucessiva de muitas destas hipóteses, todavia, sugerem a utilidade desta métrica (p. ex. Bascompte et al. 2003) no estudo de interações. Mas este questionamento parece ser muito maior que o relativo à utilização da temperatura da matriz. Medidas de estruturação (p. ex. aninhamento) e de características da matriz (p. ex. conectância) são fortemente influenciados pelo tamanho das matrizes e pelo número de interações existentes nas mesmas (ver Bascompte et al. 2003; Blüthgen et al. 2008), além de que estes padrões podem variar geograficamente, associados, por exemplo, à latitude e altitude das comunidades estudadas (Olesen & Jordano 2002). Desta forma, é possível perceber que a qualidade e quantidade dos dados pode ser muito mais limitante que a escolha da métrica para a medida do aninhamento nas matrizes.

Ainda que seja difícil obter informações das interações e das espécies existentes nas comunidades estudadas, e igualmente problemático assumir que elas sejam suficientes, é possível considerar que os dados são abrangentes o suficiente para revelar padrões (quando presentes) e que estes padrões não serão significativamente alterados com a adição de mais dados (Lewinsohn et al. 2006). Esta é a posição que adotamos aqui: a quantidade e qualidade dos dados utilizados na confecção das nossas matrizes é capaz de evitar muitos dos problemas anteriormente discutidos e suficiente para que as hipótese de estruturação das matrizes esteja relacionada às interações entre as abelhas e plantas, e não a ruídos na análise. Problemas relacionados à identificação das espécies envolvidas (Lewinsohn et al. 2006) também podem ser desconsiderados, uma vez que a maior parte dos dados foi acumulada por especialistas em orquídeas e euglossíneos (ver Ramírez et al. 2002; Roubik & Hanson 2004).



A estruturação aninhada das matrizes pode ser interpretada como evidência para a coexistência de organismos especialistas e generalistas (neste caso, tanto abelhas quanto plantas) e, além disso, da interação preferencial entre abelhas especialistas e plantas generalistas e vice-versa, o que estaria concordando com a idéia de que estas relações não seriam realmente tão restritivas e especializadas (ver Bascompte & Jordano 2007; Löwenberg-Neto 2008; Ulrich et al. 2009). O baixo número de interações entre plantas e abelhas estritamente especialistas encontrado aqui (M1: 11 interações, 0,014%; M2: 9 interações, 0,013%; M3: 9 interações, 0,014%) reforçam esta hipótese. Tradicionalmente, a maior parte dos estudos da relação polinizador-planta envolve a pesquisa detalhada de pequenos grupos de espécies. O estudo em níveis mais amplos, envolvendo os padrões de interação entre todas as espécies envolvidas, entretanto, tem mostrado a existência de um nível maior de generalização nestas relações do que se pensava anteriormente (Ollerton 1996; Waser et al. 1996; ver Vázquez & Aizen 2003). Waser et al. (1996), por exemplo, analisaram dados relacionados às interações polinizador-planta em várias comunidades e observaram que, contrariando a visão tradicional, os sistemas de polinização contêm muitas espécies generalistas de plantas e polinizadores, além de poucas espécies especializadas na relação com um ou poucos parceiros. No que diz respeito à relação envolvendo os euglossíneos e as orquídeas polinizadas por eles, Dressler (1968a) propôs que haveria uma maior especialização por parte das plantas: um maior número de orquídeas seria polinizado por uma única espécie de abelha enquanto poucas destas visitariam uma única espécie de orquídea. Esta hipótese é corroborada pelos nossos dados: enquanto 49% das orquídeas foram polinizadas por uma espécie, apenas 25% das abelhas visitou uma única espécie de orquídea.

Waser et al. (1996) propuseram um modelo que sugere que uma espécie de planta teria vantagem, em um determinado tempo e local, em se especializar no uso do polinizador mais abundante e/ou eficiente; entretanto a variação temporal nos serviços de polinização tornaria a especialização menos vantajosa. Isto seria particularmente importante para plantas com poucos episódios reprodutivos, cuja especialização poderia levar à extinção local da espécie se o seu polinizador desaparecesse por algum tempo. Além destas questões, a variação espacial nas faunas de espécies polinizadoras fomenta a tendência à generalização nestes sistemas, pelo menos em nível de espécie: nem sempre é possível contar com os melhores polinizadores (ver Waser et al. op. cit.). Ainda segundo estes mesmos autores, poderíamos esperar especialização no uso de um ou poucos polinizadores por plantas perenes, com vários eventos reprodutivos, e cujos polinizadores apresentariam populações estáveis, de forma que os polinizadores mais efetivos estariam constantemente disponíveis ao longo dos anos.

Algumas questões tornam ainda mais interessante a aplicação destes modelos na relação entre os machos de Euglossina e orquídeas. A maior parte das espécies de orquídeas (incluindo aquelas polinizadas por estes machos) compactam os seus grãos de pólen em massas individuais, as polínias, que, juntamente com outras estruturas relacionadas, formam unidades transportáveis de pólen, os polinários (Singer 2003). O empacotamento dos gametas em polínias decreta a necessidade da utilização de polinizadores eficientes, uma vez que o custo da perda do pólen é alto, e estas plantas seriam, então, fortemente selecionadas negativamente (Tremblay 1992). Sob o modelo de Waser et al. (1996) poderia se esperar que estas espécies vegetais teriam tendência à generalização no número de polinizadores. Por outro lado, os euglossíneos apresentam populações excepcionalmente estáveis (Roubik & Ackerman 1987) o que poderia permitir que as plantas tendessem à especialização no uso de polinizadores. No caso específico das orquídeas, devem-se levar em conta, entretanto, os fatos de que o número médio de polinizadores é menor entre as espécies de Epidendroideae (onde se encontra a maior parte das espécies visitadas pelos machos) (Tremblay 1992) e que o número médio de polinizadores também é mais baixo para orquídeas com sistemas de polinização baseados em atributos comportamentais do visitante floral (Schiestl & Schlüter 2009).

A estabilidade (ver Wolda 1978), aliás, parece ser um importante fator relacionado ao número de interações de cada espécie de Euglossina. Roubik & Ackerman (1987) estudaram as faunas destas abelhas em três localidades do Panamá ao longo de sete anos e observaram que haveria uma tendência para que espécies mais estáveis visitassem um maior número de espécies de orquídeas na região. E é o que parece ocorrer quando se analisa os dados apresentados neste trabalho: as quatro espécies com maior número de  $k$  nas nossas análises (*Eulaema cingulata*, *Eulaema meriana*, *Euglossa tridentata* e *Eulaema nigrata*) apareceram entre as mais estáveis em pelo menos uma das áreas estudadas por estes autores. A sazonalidade das espécies também pode ter relação com o número de interações, uma vez que a estabilidade ao longo dos anos (estabilidade *sensu* Wolda 1978) parece estar correlacionada com a sazonalidade dentro de um único ano (ver Roubik & Ackerman 1987). A maior parte das espécies de *Eulaema* e *Euglossa* por mais que apresentem, em muitos casos, um pico de abundância na estação chuvosa, são ativas praticamente ao longo de todo o ano (ver Roubik & Hanson 2004; Roubik & Ackerman 1987; Dressler 1982). As espécies de *Eufriesea*, por outro lado, apresentam uma forte sazonalidade, com atividade restrita a alguns meses na estação chuvosa (ver Kimsey 1982). Talvez esta seja uma das explicações para o fato que as espécies de *Eulaema* apresentem, na média, um valor de  $k$  quatro vezes superior ao das espécies de *Eufriesea* mesmo se considerarmos que estes gêneros apresentam um mesmo ancestral

comum (ver capítulo 1). Outra questão importante é o fato de existir variação temporal na coleta de compostos aromáticos pelos machos de *Euglossina* em iscas artificiais (Ackerman 1989). O padrão de atividade das espécies quando da coleta de compostos nestas iscas parece ser bastante comparável ao que ocorre na coleta de compostos nas próprias plantas (Dodson et al. 1969; Rebêlo 2001) e, assim, é possível especular que espécies mais estáveis e presentes ao longo da maior parte do ano visitem, realmente, um maior número de espécies de plantas que as abelhas menos freqüentes. Se assumirmos, então, que orquídeas que se utilizam de uma ou poucas espécies de abelhas tenderiam a interagir com as espécies mais estáveis, este seria um fator promotor de aninhamento na matriz de interações.

Além disso, espécies de *Euglossina* mais estáveis tendem a ser mais abundantes, e espécies mais abundantes interagem com um maior número de orquídeas (Roubik & Ackerman 1987). Este padrão também foi observado em um sistema menos restritivo que apenas o das relações entre *Euglossina* e orquídeas (Vázquez 2002 apud Vázquez & Aizen 2003; ver Vázquez & Simberloff 2002), onde a espécie de abelha mais abundante e com maior período de atividade apresentou o maior número de interações, o que pode sugerir que este padrão seja mais geral e encontrado em diferentes níveis de análise das relações entre plantas e abelhas. Uma outra consideração importante neste sentido é a dos resultados apresentados por Vázquez & Aizen (2006), que conduziram simulações para avaliar se um aumento na amostragem de espécies raras poderia aumentar a estimativa do grau de espécies raras. E a resposta foi não: espécies raras sempre tenderam a ter um grau mais baixo que o de espécies abundantes (ver também Nielsen & Bascompte 2007).

A relação entre abundância de uma espécie e o seu número de interações com as plantas pode ser particularmente importante no caso dos euglossíneos. As comunidades destas abelhas são estruturadas de uma forma onde poucas espécies (normalmente de duas a quatro) são dominantes (Roubik & Hanson 2004; Nemésio 2007), e parece haver uma relação inversa entre o número de espécies na comunidade e o grau de dominância das espécies mais abundantes (Nemésio 2007). Em sendo assim, uma hipótese importante para ser testada é se as espécies mais abundantes “acumulam” um maior número de graus em comunidades com menor números de espécies.

Uma vez que a subtribo *Euglossina* compreende gêneros cujas espécies apresentam uma variação significativa no tamanho do corpo (ver Dressler 1982; Cameron 2004), a questão da abundância deve ser considerada juntamente com a biomassa. Tamanho de corpo e abundância são, normalmente, inversamente relacionados (Lawton 1990) e, de acordo com Roubik & Hanson

(2004), este padrão também é encontrado em comunidades de *Euglossina*. É interessante notar, entretanto, que três das quatro espécies com maior número de k nas nossas análises (*Eulaema meriana*, *Euglossa tridentata* e *Eulaema nigrita*) apareceram entre as sete espécies com maior biomassa em um levantamento realizado no Panamá (Roubik & Hanson 2004).

Se a abundância das espécies, como discutido acima, parece ser um bom preditor do número de interações de uma espécie em escala local, a existência de relação entre a abundância local e a distribuição geográfica de uma espécie (Gaston et al. 1997) pode sugerir que espécies com maiores distribuições tenham um maior número de graus. E no que diz respeito aos *Euglossina* em particular, a hipótese de Gaston (op. cit.) é corroborada: a maior parte das espécies dominantes nas comunidades locais apresentam uma distribuição ampla (Roubik & Hanson 2004). Espécies com distribuições geográficas amplas tendem a interagir com um maior número de parceiros que espécies com distribuições mais restritas (Southwood 1961; Jordano 1987; ver Vázquez & Aizen 2003), e este é o caso nas redes de interações avaliadas aqui neste trabalho, já que encontramos correlações positivas significativas entre a distribuição geográfica das espécies de *Eulaema* e o número de graus destas espécies nos três níveis de interações analisados. A distribuição das espécies também pode ser um fator que explique a diferença no grau médio entre as espécies de *Eulaema* e *Eufriesea*, uma vez que as espécies deste último gênero parecem apresentar distribuições mais restritas, em média, que as espécies de *Eulaema* (ver Kimsey 1982; Roubik & Hanson 2004; Moure et al. 2007). Ainda neste sentido, *Eufriesea ornata* (sensu Kimsey 1982) e *Eufriesea concava*, as duas espécies com maior número de k nas nossas análises estão entre as espécies do gênero com a distribuição mais ampla (Roubik & Hanson 2004). É importante ressaltar, entretanto, que espécies como *Eufriesea surinamensis* e *Eufriesea mussitans*, que se distribuem tão amplamente quanto as das espécies anteriormente citadas (ver Kimsey 1982; Roubik & Hanson 2004) possuem valor de k bem mais baixo. A relação entre distribuição geográfica e número de interações poderia ser uma das explicações para o grau médio elevado das duas espécies do gênero *Exaerete* aqui estudadas, uma vez que tanto *Exaerete smaragdina* quanto *Exaerete frontalis* são espécies de distribuição ampla (ver Anjos-Silva et al. 2007; Moure et al. 2007). Soma-se a isto o fato que as espécies do gênero *Exaerete* são cleptoparasitas de espécies de *Eulaema* e *Eufriesea*, sendo que as duas espécies aqui consideradas estão fortemente associadas a espécies de *Eulaema* (Nemésio & Silveira 2006) de distribuição ampla e com elevado grau médio. À semelhança do que ocorre com relação à variação temporal na coleta de compostos aromáticos, Ackerman (1989) demonstrou a existência de variação geográfica intraespecífica na coleta destas substâncias. Em sendo assim, espécies com maiores distribuições poderiam ser atraídas a mais compostos e, conseqüentemente, a mais espécies

vegetais, o que poderia explicar o maior valor de  $k$  destas espécies.

Outra questão a ser discutida é a da relação entre o tamanho de corpo dos machos das espécies de Euglossina e o número de interações destas espécies com as plantas fornecedoras de compostos aromáticos. Diferentes gêneros, e mesmo espécies, de orquídeas posicionam o polinário em locais específicos do corpo do polinizador (ver Dressler 1968a; Dressler 1981; Roubik & Hanson 2004), havendo registros de machos de uma espécie de Euglossina carregando polinários de quatro espécies de orquídeas diferentes em um único dia (Roubik & Ackerman 1987). As orquídeas aparentemente particionam o corpo do polinizador para a deposição dos polinários (Ackerman 1983), de forma que diferentes orquídeas podem se utilizar de uma mesma espécie de abelha de maneiras distintas: uma única espécie de abelha pode desempenhar o mesmo papel que seria de diferentes polinizadores específicos (ver Schiestl & Schlüter 2009). Este mecanismo, por si só, pode ser promotor de aninhamento nas interações entre abelhas e orquídeas: uma mesma espécie de abelha pode atuar como polinizador específico (por causa da deposição diferenciada em seu corpo) de orquídeas especializadas. E o isolamento reprodutivo de orquídeas congêneras, simpátricas, com mesmo período de floração e dependentes de um mesmo polinizador, com base na deposição dos polinários em partes diferentes do corpo deste polinizador, é efetiva (p. ex. Silva-Pereira et al. 2007). Uma questão que merece ser estudada é se a utilização de um mesmo polinizador por diferentes orquídeas depende do tamanho, no caso, desta abelha. Neste cenário, é importante ressaltar, mais uma vez, a existência de uma variação acentuada no tamanho de corpo em espécies de diferentes gêneros de Euglossina, e lembrar que os gêneros com tamanho de corpo maior (*Eulaema* e *Exaerete*, ver Cameron 2004) apresentaram os maiores graus médios. Ainda com relação ao tamanho de corpo dos polinizadores, esta característica pode ser importante dada a relação existente entre tamanho de corpo e área de vida das abelhas (Gathmann & Tschardt 2002; Greenleaf et al. 2007; Guédot et al. 2009), o que parece ser aplicável aos Euglossina, uma vez que parece haver uma relação entre tamanho de corpo e capacidade de vôo das espécies (ver Janzen 1971; Raw 1989; Tonhasca Jr. et al. 2003; Roubik & Hanson 2004). Existe a hipótese de que a especialização no uso de polinizadores ocorra em plantas cujas abundâncias sejam baixas em comparação a das demais espécies na comunidade (Gravendeel et al. 2004), o que parece ser verdade no caso das orquídeas, principalmente em se tratando de espécies epífitas, que apresentam populações com baixas densidades (Sargent & Otto 2006). O comportamento de forrageamento *trapline* dos euglossíneos (Ackerman et al. 1982) e as longas distâncias desempenhadas por estes organismos em suas viagens de coleta (p. ex. Janzen 1971) parecem ser importantes neste cenário. A questão a ser avaliada é se a utilização de espécies com tamanho de corpo maior e, assim, capazes

de garantir o transporte de polinários a distâncias maiores, realmente ocorra. O grau médio das espécies de *Eulaema* e *Exaerete*, superior ao das espécies de *Euglossa*, que apresentam tamanho de corpo menor (ver Cameron 2004), pode ser um indicativo de que a resposta seja afirmativa. E, ainda nesta direção, Chamberlain & Holland (2009) verificaram que o tamanho do corpo é um bom preditor do grau em interações mutualistas entre formigas e plantas mirmecófitas.

No que se relaciona às plantas, mais especificamente às orquídeas, o maior número de interações com os euglossíneos parece estar relacionado à distribuição geográfica é à quantidade de compostos aromáticos produzida por elas. Muitas espécies de orquídeas apresentam ampla distribuição, e uma espécie não se relaciona, necessariamente, com os mesmos polinizadores ao longo destas áreas (Tremblay 1992). Este parece ser o caso de *Gongora quinquenervis* (van der Pijl & Dodson 1966), a espécie que apresentou o maior número de interações nas nossas análises. Dressler (1968a) relata um caso interessante envolvendo a relação destas plantas com os machos de *Euglossina* na Costa Rica: as populações de *G. quinquenervis* da região do Pacífico é polinizada por *Euglossa cordata* enquanto as populações do litoral atlântico são polinizadas por um muitas outras espécies, distintas de *Euglossa cordata*. Com relação à produção de compostos, Williams & Whitten (1983) reportaram a produção de onze compostos diferentes por flores de *Gongora quinquenervis*, o que poderia atrair uma quantidade expressiva de diferentes espécies de *Euglossina*, uma vez que estas abelhas diferem na forma como são atraídas aos diferentes compostos (Dressler 1982; Williams & Whitten 1983; Cameron 2004). Desta forma, uma espécie de orquídea que produz mais compostos poderia atrair um conjunto de espécies de abelhas maior que o de espécies que produzem poucos compostos (ver Williams & Whitten op. cit.). A produção de vários compostos parece ser promotora de aninhamento nas interações, uma vez que *Gongora quinquenervis* se relaciona tanto com espécies de grau elevado (espécies generalistas), quanto com espécies com menor número de interações (p. ex. *Euglossa modestior* e *Euglossa ioprosopa* que apresentam valor de  $k=2$ ). Existe, ainda, uma relação forte entre distribuição geográfica e produção de compostos em orquídeas. Uma espécie morfológicamente uniforme pode produzir compostos diferentes ao longo de sua distribuição, como resposta ao *pool* de espécies de *Euglossina* disponíveis em diferentes locais (Williams & Whitten 1983). Neste modelo, abelhas especialistas de distribuição mais restrita poderiam interagir com a mesma espécie de orquídea que um polinizador mais generalista e de distribuição mais ampla, situação esta que promove aninhamento nas relações.

Dressler (1968b) sugeriu que espécies de Orchidaceae isoladas geograficamente de outros táxons proximamente relacionados tenderiam a ser menos específicas em suas relações com

polinizadores enquanto, por outro lado, orquídeas vivendo em simpatria com outras espécies próximas tenderiam a ser mais específicas. É possível especular que este padrão seja promotor de aninhamento quando analisamos esta hipótese em conjunto com o que já foi discutido até aqui. Em não havendo um grande número de relações de especialização extrema (orquídea especialista x abelha especialista), podemos supor que espécies em simpatria se relacionem com abelhas de distribuição mais ampla, mais estáveis e com grande número de interações (relação abelha generalista x orquídea especialista). Isso fica ainda mais provável se pensarmos que a polinização por abelhas generalistas não impede o isolamento das espécies, uma vez que o compartilhamento de polinizadores é mais importante neste cenário do que a identidade do mesmo (ver Schiestl & Schlüter 2009). E a relação entre plantas e abelhas generalistas, também sugerida pelo padrão de aninhamento, pode ser encontrado tanto em espécies de orquídeas com distribuição mais ampla, que tenderiam a se relacionar com um número maior de polinizadores (Dressler 1968a, b), quanto por plantas de distribuição restrita, que mesmo poderiam se utilizar de uma ampla gama de polinizadores desde que a sobreposição na relação com as abelhas entre espécies próximas fosse baixa (Schiestl & Schlüter 2009). Dressler (1968b) ainda extrapolou esta hipótese para plantas de outras famílias que também se relacionam com os Euglossina. De acordo com este autor, esta tendência à redução no número de polinizadores por espécies de plantas proximamente relacionadas e simpátricas também pode ser observada no gênero *Spathiphyllum* (Araceae). Desta forma, é possível sugerir que este modelo também seja um dos promotores de aninhamento nas relações de coleta de compostos por Euglossina e plantas em geral (Matriz 1). A hipótese de Dressler (1968b) ainda levanta a discussão relacionada a se a interpretação de relações de suposta especificidade estrita entre abelhas e plantas esteja relacionada, simplesmente, à escala geográfica dos estudos em questão. Se as plantas tendem a se especializar no uso de polinizadores quando em simpatria com espécies próximas, é possível imaginar que uma análise das relações em nível local apresente um número irreal de relações de especialização, quando comparado ao de um estudo mais abrangente. A própria existência de estruturação por aninhamento pode ser fruto da amostragem em maior ou menor escala dos organismos envolvidos (Fischer & Lindenmayer 2002): a análise de redes mais restritas pode privilegiar o registro das interações entre espécies mais generalistas, uma vez que estas são, geralmente, as mais abundantes (Jordano 1987; ver Guimarães et al. 2006).

Na maior parte das redes ecológicas, poucas espécies apresentam um número grande de interações enquanto muitas apresentam um número pequeno, e a distribuição dos graus destas espécies normalmente decai na forma de uma lei de potência truncada (Blüthgen et al. 2008), o mesmo padrão que encontramos aqui. Este tipo de distribuição parece ser característico de redes

ecológicas (Dunne et al. 2002; Jordano et al. 2003; Montoya et al. 2006). Sugeriram-se que características ecológicas, morfológicas e comportamentais dos parceiros envolvidos nas interações seriam as responsáveis por este tipo de distribuição dos graus, uma vez que estas características estariam envolvidas em evitar pares de interações entre espécies (os *forbidden links* de Jordano et al. 2003). Restrições biológicas evitariam *a priori* a ocorrência de algumas interações, levando à existência de zeros estruturais nas matrizes de interação, e este tipo de restrição realmente ocorre em comunidades naturais, limitando o número de interações nos sistemas biológicos (ver Guimarães et al. 2007a). A existência destas restrições biológicas, juntamente com processos afetando a riqueza de espécies contribuem para que estas distribuições sejam truncadas (Guimarães et al. 2007a). Esta hipótese parece ser totalmente aplicável às relações entre os Euglossina e as plantas fornecedoras de compostos, principalmente as orquídeas, uma vez que existem muitos casos onde abelhas e plantas apresentam distribuições divergentes no espaço e no tempo (p. ex. Dressler 1968a; Ackerman 1983; Roubik & Ackerman 1987). Além disso, estas relações são mediadas pela produção dos compostos pelas plantas e pela percepção por parte das abelhas, o que restringe, em muitos casos as interações entre os pares (ver Roubik & Hanson 2004).

As interações mutualistas entre plantas e animais têm profunda influência na dinâmica evolutiva destes organismos (Jordano et al. 2003) e algumas implicações relacionadas à estruturação por aninhamento em comunidades destes organismos podem ser hipotetizadas (Bascompte et al. 2003). Redes aninhadas são altamente coesivas: plantas e animais mais generalistas interagem entre si, gerando um núcleo denso de interações ao qual o restante da comunidade é anexado, o que poderia facilitar a evolução de modos de vida mais especializados (Bascompte et al. 2003; ver Lewinsohn et al. 2006; ver Guimarães et al. 2007a). Juntamente com a distribuição altamente heterogênea do número de interações por espécies (Jordano et al. 2003; Bascompte et al. 2006), este padrão coesivo das redes aninhadas pode prover rotas alternativas para respostas destes sistemas à perturbação e à extinção de espécies (Bascompte et al. 2003; Memmott et al. 2004; Bascompte et al. 2006; Montoya et al. 2006; Verdú & Valiente-Banuet 2008), uma vez que é mais difícil para uma espécie se tornar isolada de uma rede quando imersa em um sistema coesivo. Além disso, em sistemas aninhados a comunidade está organizada de forma assimétrica, com espécies especialistas interagindo preferencialmente com generalistas que seriam, supostamente, espécies mais estáveis (Bascompte et al. 2003; Bascompte et al. 2006). Neste contexto, a assimetria nas interações poderia promover a persistência de espécies raras na comunidade (Jordano 1987). Estas características de redes aninhadas pode ser ainda mais importante no caso das abelhas Euglossina, uma vez que, como discutido anteriormente, as comunidades destas abelhas são compostas por algumas espécies



dominantes e muitas espécies raras (Roubik & Hanson 2004; Nemésio 2007).

## **5.2. Evolução do número de interações entre machos de espécies de Euglossina e plantas fornecedoras de compostos aromáticos**

Com relação à existência de coevolução entre organismos nestas redes de interação, a abordagem tradicional é a de interações entre pares de espécies. Mas o estudo de interações entre pares de espécies não é suficiente para o entendimento da evolução das interações em geral nem do processo de coevolução em particular (Thompson 1994; Waser et al. 1996; Bascompte et al. 2003). Padrões de aninhamento organizam redes complexas em um nível intermediário entre a coevolução estrita de pares de espécies e a coevolução difusa. E estes padrões resultam tanto na ocorrência de um núcleo de espécies e interações que direcionam a evolução de toda a comunidade, quanto na interação e evolução de espécies com diferentes níveis de especialização (Bascompte et al. 2003; ver Fenster et al. 2004; Bronstein et al. 2006). Em uma rede aninhada, os eventos coevolutivos devem ser vistos no contexto da rede como um todo, e não podem ser reduzidos a um conjunto de pares de espécies evoluindo juntas (Bascompte et al. 2003).

Rezende et al. (2007a) demonstraram que em mais de um terço das matrizes de interação de sistemas mutualistas, as relações filogenéticas entre as espécies são bons preditores do número de interações dos parceiros envolvidos (ver também Rezende et al. 2007b). No que diz respeito aos nossos dados, entretanto, as relações filogenéticas entre as espécies de Euglossina não parecem explicar de forma significativa o número de interações, uma vez que a estruturação filogenética deste caráter (valores de  $\lambda$ ) mostrou-se baixa. E estes resultados parecem estatisticamente robustos, uma vez que o parâmetro  $\lambda$  (Pagel 1999) é estatisticamente robusto e apresenta pouca possibilidade de erro tipo I (Freckleton et al. 2002). Os valores de  $\lambda$  encontrados aqui (em torno de 0,3) são baixos quando comparados aos valores de estruturação filogenética de diversos caracteres em vários grupos não relacionados (Freckleton et al. 2002). Como sugerido por Vázquez et al. (2009), a influência das filogenias em atributos como o grau das espécies em redes de interação é geralmente baixo, sugerindo que processos ecológicos mais recentes sejam mais importantes na estruturação de redes mutualistas que as relações filogenéticas entre os organismos envolvidos.

Os nossos resultados ainda sugerem que a evolução do número de interações de cada uma das espécies analisadas pode ter evoluído de forma espécie-específica. Neste contexto, as hipóteses

propostas acima de que o valor de  $k$  de cada espécie de abelha estaria relacionada à sua área de vida, estabilidade na comunidade e tamanho de corpo parecem ser adequadas. O único teste realizado aqui, entretanto, foi parcial e demonstrou que o valor de grau das espécies do gênero *Eulaema* está relacionada à distribuição geográfica destas espécies. O teste das outras hipóteses citadas – mesmo desta última, englobando outros gêneros do grupo – é necessária para que se entenda a evolução do número de interações entre plantas e abelhas Euglossina. Estes testes, entretanto, esbarram na ausência de revisões taxonômicas mais extensivas no grupo (ver Roubik & Hanson 2004; Moure et al. 2007) uma vez que existem casos onde se encontram espécies crípticas (p. ex. Roubik 2004). Esta questão, inclusive, não deve ser deixada de lado quando se pensa nas implicações dos resultados aqui apresentados. Rezende et al. (2007a) sugerem, entretanto, que a filogenia de um grupo está relacionada, em alguns casos, com quais espécies os táxons envolvidos interagem. E esta hipótese ainda carece de ser testada no que diz respeito às interações estudadas neste trabalho.

Uma das principais contribuições deste estudo é a de não suportar a hipótese de ocorrência de radiação adaptativa na evolução do número de interações dos machos das espécies de Euglossina, nem no que diz respeito às plantas fornecedoras de compostos em geral, nem no caso das orquídeas. Pelo contrário, a evolução da exploração de fontes florais de compostos ocorreu gradualmente. A evolução gradual das características, inclusive, parece ser o modo mais comum de evolução, embora esta afirmação ainda seja controversa (ver Theissen 2009). Este resultado parece corroborar a idéia de que o comportamento primitivo dos Euglossina era o de exploração de fontes não-florais de compostos (ver Ackerman 1983; Williams & Whitten 1983; Roubik & Hanson 2004) e que, em um segundo momento, as plantas – e as orquídeas mais particularmente – passaram a se utilizar de um comportamento pregresso destas abelhas para aproveitá-las como espécies polinizadoras, fornecendo estes compostos. O fato de *Aglae*, o gênero irmão das demais espécies do gênero (ver capítulo 1) ter apenas a relação com uma espécie de Araceae relatada (Hentrich et al 2007), inclusive, pode ser uma evidência nesta direção. Outra informação interessante é o fato de o escatol, um composto altamente atrativo para machos de diversas espécies de Euglossina não ser encontrado em flores de nenhuma planta visitada por estas abelhas (ver Roubik & Hanson 2004).

Existem evidências de que os sistemas de polinização evoluem rapidamente em resposta à seleção imposta pelos polinizadores (Galen 1996; Ollerton 1996), e que estes sistemas são muito lábeis, podendo evoluir rapidamente em face à uma novidade significativa (Bradshaw et al. 1995; ver Ollerton 1996). Isto explicaria o fato que diferentes famílias vegetais não relacionadas (ver

Dressler 1968a; Ackerman 1983; Ramírez et al. 2002; Cameron 2004; Roubik & Hanson 2004) exibiriam relações de polinização mediadas pelo fornecimento de compostos aos machos de Euglossina. Existem fortes evidências de que os mesmos compostos estão envolvidos na atração destes machos em espécies de orquídeas de diferentes subtribos e mesmo de plantas de diferentes famílias (Gerlach & Schill 1991). Whitten et al. (1986), por exemplo, relatam a ocorrência de produção de um mesmo composto por plantas de famílias não-relacionadas, o que configura um exemplo de convergência. Mesmo no caso de espécies de um mesmo gênero de Orchidaceae, a produção de compostos aromáticos pode ser homoplástica, sem relação com a filogenia do gênero em questão (Williams & Whitten 1999; ver também Dressler 1993).

No caso específico das orquídeas, onde houve a evolução de massas compactas de pólen, este recurso dificilmente poderia ser utilizado para a atração de espécies polinizadoras (Dressler 1993). A troca do oferecimento primário de néctar, coletado tanto por machos e fêmeas, para a atração com base em compostos químicos, coletados exclusivamente por machos, poderia sim ocorrer em seqüência (Roubik & Hanson 2004). Orquídeas produtoras de néctar poderiam deixar de produzir esta recompensa e continuar disponibilizando compostos aromáticos. Neste sentido, algumas espécies de *Aspasia*, *Trichocentrum* e *Trichopilia* apresentam os compostos característicos das flores que atraem euglossíneos da mesma forma que possuem tecidos relacionados à produção de néctar, muito embora não ofereçam este atrativo (Williams 1982). Além disso, existe a produção de substâncias aromáticas em orquídeas fornecedoras de néctar: estas flores produzem pequenas quantidades de fragrâncias com altas concentrações de sesquiterpenos e outros compostos não identificados, enquanto espécies polinizadas exclusivamente por machos de Euglossina produzem quantidades grandes de alguns poucos compostos (Gerlach & Schill 1991). Observações da biologia floral de espécies de *Drymonia* (Gesneriaceae) sugerem que a polinização por machos de Euglossina possa ter evoluído em grupos que já eram polinizados por estas abelhas em relações baseadas na coleta de néctar. *Drymonia mollis* e outras espécies do gênero são polinizadas por machos e fêmeas de *Euglossa* (*Euglossa gorgonensis* e *Euglossa ignita*) que aparentemente buscam néctar nestas flores. *Drymonia turialvae*, por outro lado, é polinizada apenas por machos de *Eulaema*, que raspam as flores na procura de compostos. Relataram-se casos onde a abelha, ao visitar estas flores, exibiam comportamento típico de forrageadores de néctar (ver Dressler 1968 a,b). Apesar de ser um caso isolado, este tipo de interação pode sugerir que a relação entre *Drymonia* e machos forrageadores de compostos seja recente. Deve-se levar em conta o fato que, aparentemente, poucos genes estejam relacionados ao controle de características das flores relacionadas ao tipo de polinização (cor, odor, entre outros atributos), o que também é parece

ocorrer nas Orchidaceae (ver Bradshaw et al. 1995; Schiestl & Schlüter 2009).

Parece óbvio que o surgimento de uma nova gama de fontes de recursos florais teve uma influência importante na biologia dos euglossíneos, muito embora parece não haver dependência destas fontes, uma vez que os mesmos compostos podem ser obtidos de diferentes maneiras. Mesmo no caso de espécies com valores de  $k$  próximos a um, parece pouco provável que estas plantas sejam as únicas fontes de compostos. Ackerman (1983:310) adota uma posição um pouco mais extrema: “fontes potenciais de recursos são comuns; as orquídeas podem não ter tido nenhum efeito significativo na evolução destas abelhas”. No caso das plantas em geral e, principalmente, das orquídeas é inegável, entretanto que as abelhas constituem uma fonte de pressão muito maior para as plantas que o contrário (ver p. ex. Roubik & Ackerman 1987). O baixo número de interações entre abelhas e plantas estritamente especializadas, nas três matrizes analisadas, é mais um indicativo que a relação de coleta de compostos por abelhas nas flores não seja tão restritiva (ver Williams 1982 para a relação entre machos de *Euglossina* e orquídeas). Como sugerido por Ackerman (1983), a aparente sub-utilização do conjunto de polinizadores disponíveis, a ausência de especificidade amplamente distribuída nas relações e a não dependência das abelhas pelas fontes florais de compostos são indicativos que as interações entre abelhas e plantas (neste caso, as orquídeas) sejam frouxas. O valor reduzido da conectância nas matrizes analisadas também pode ser um indicativo de que estas relações sejam restritivas, principalmente no que diz respeito às abelhas, que se mostraram ter, em média, valores maiores de  $k$  (ver Dunne et al. 2002; Blüthgen et al. 2008).

O fato de haver mais plantas especialistas que abelhas, quando se analisam as matrizes de interação, abre espaço para a discussão de uma hipótese que também corrobora que a influência das abelhas sobre as plantas é maior que a das plantas sobre as abelhas. Em uma perspectiva evolutiva, em redes assimétricas, espécies generalistas devem constituir importantes fatores seletivos sobre os seus parceiros especialistas, enquanto estas mesmas espécies generalistas devem ser mais influenciadas por outros generalistas. Assim, especialização assimétrica nas interações deve levar à seleção assimétrica: especialistas são fortemente influenciados pelos generalistas mas o inverso não é verdadeiro (Thébault & Fontaine 2008). Um caso interessante, e que ilustra esta hipótese, é o da relação entre *Unonopsis* (Annonaceae) e machos de *Euglossina*. Flores de *Unonopsis guatteriioides* são polinizadas exclusivamente por *Eulaema bombiformis* (Carvalho & Webber 2000) e outra espécie deste gênero de plantas, *Unonopsis stipitata*, por *Eulaema bombiformis* e *Euglossa imperialis* (Teichert et al. 2008). Interessante notar que, em ambos os casos, as abelhas envolvidas não são especialistas nas plantas, nem na família em questão (*Eulaema bombiformis*:  $k=14$ ;

*Euglossa imperialis*: k=16), enquanto, por outro lado, exercem uma pressão seletiva aparentemente significativa sobre as plantas estando, inclusive, relacionadas à diversificação deste gênero dentro das Annonaceae (Teichert et al. 2008).

O teste das hipóteses relacionadas ao número de interações desempenhados pelos organismos envolvidos é essencial para que se entenda, de uma forma mais adequada, a evolução destas interações. Uma hipótese publicada recentemente por Alizon et al. (2008) sugere que a existência de espécies crípticas em um ambiente competitivo poderia levar a mudanças na taxa de evolução de caracteres dentro de uma linhagem, além de explicar a variação destas taxas. Como dito anteriormente, é pouco provável que exista este cenário no que diz respeito às abelhas. Mas ainda não se pode garantir que isto não possa ocorrer em casos onde as espécies de abelhas sejam restritas espacial ou temporalmente no ambiente. No caso das plantas, em especial, a existência de uma preferência acentuada por determinados polinizadores também poderia instalar um cenário de competição. E em ambos os grupos de organismos, a existência de espécies crípticas é bem documentada (ver Roubik & Hanson 2004 e referências citadas).

Quarenta anos depois do trabalho de Dressler (1968a) ainda sofremos da mesma carência de dados relatada por este autor, o que torna possível reafirmar o que foi dito por ele (p. 209): “com mais informações na distribuição sistemática do comportamento de coleta de compostos e com o entendimento das bases químicas relacionadas a eles, seremos capazes de entender a evolução das relações entre abelhas e plantas”. Oferecemos neste trabalho algumas novas informações que podem auxiliar diretamente no entendimento das relações entre machos e suas fontes de compostos o que também se relaciona, um pouco mais indiretamente, com o porquê da coleta destes compostos por estas abelhas.

## 6. CONCLUSÕES

A partir da análise e discussão dos dados aqui apresentados é possível concluir que (i) as redes de interação entre abelhas Euglossina e plantas fornecedoras de compostos, nos três níveis de análise, é estruturada por aninhamento; (ii) as plantas são, em média, mais restritivas que as abelhas em suas interações; (iii) a distribuição dos graus segue o modelo de lei de potência truncada; (iv) a influência da filogenia do grupo no número de interações apresentado por uma espécie de abelha é baixo; (v) não existe evidência de que tenha ocorrido uma radiação adaptativa dentro da subtribo Euglossina no que diz respeito à evolução do número de interações desempenhadas; (vi) o número de interações parece estar relacionado à área de vida: encontramos uma relação significativa entre o número de interações e a distribuição geográfica de espécies do gênero *Eulaema*.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ackerman, J. D. 1983. Specificity and mutual dependency of the orchid-euglossine bee interaction. **Biological Journal of the Linnean Society** **20**: 301–314.
- Ackerman, J. D. 1989. Geographic and seasonal variation in fragrance choices and preferences of male euglossine bees. **Biotropica** **21**: 340–347.
- Ackerman, J. D.; M. R. Mesler; K. L. Lu; & A. M. Montalvo. 1982. Food-foraging behaviour of male Euglossini (Hymenoptera: Apidae): vagabonds or trapliners? **Biotropica** **14**: 241–248.
- Alizon, S.; M. Kucera & V. A. A. Jansen. Competition between cryptic species explains variations in rates of lineage evolution. **Proceedings of the National Academy of Sciences** **105**: 12382–12386.
- Allen, P. H. 1950. Pollination in *Coryanthes speciosa*. **American Orchid Society Bulletin** **19**: 528–536.
- Almeida-Neto, M.; P. R. Guimarães; P. R. Guimarães Jr.; R. D. Loyola & W. Ulrich. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. **Oikos** **117**: 1227–1239.
- Almeida-Neto, M.; P.R. Guimarães & T.M. Lewinsohn. 2007. On nestedness analysis: rethinking matrix temperature and anti-nestedness. **Oikos** **116**: 716–722.
- Anjos-Silva, E. J.; M. S. Engel & S. R. Andena. 2007. Phylogeny of the cleptoparasitic bee genus *Exaerete* (Hymenoptera: Apidae). **Apidologie** **38**: 419–425.
- Atmar, W. & B.D. Patterson. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. **Oecologia** **96**: 373–382.
- Atmar, W. & B.D. Patterson. 1995. The nestedness temperature calculator: a visual basic program, including 294 presence-absence matrices. AICS Research. <http://aics-research.com/nestedness/tempcalc.html>.

- Bascompte, J. & P. Jordano. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of the biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics** **38**: 567–593.
- Bascompte, J.; P. Jordano; C. J. Melián & J. M. Olesen. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences** **100**: 9383–9387.
- Bascompte, J.; P. Jordano & J. M. Olesen. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. **Science** **312**: 431–433.
- Batagelj, V. & A. Mrvar. 2003. PAJEK – program for large network analysis. University of Ljubljana. <http://vlado.fmf.unilj.si/pub/networks/pajek/>.
- Bembé, B. 2007. Revision der *Euglossa cordata*-Gruppe und Untersuchungen zur Funktionsmorphologie und Faunistik der Euglossini (Hymenoptera, Apidae). **Entomofauna** **14**: 1–146.
- Blüthgen, N.; J. Fründ; D. P. Vázquez & F. Menzel. 2008. What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? **Ecology** **89**: 3387–3389.
- Bradshaw, H. D.; S. M. Wilbert; K. G. Otto & D. W. Schemske. 1995. Genetic mapping of floral traits associated with reproductive isolation in monkeyflowers (*Mimulus*). **Nature** **376**: 762–765.
- Bronstein, J. L.; R. Alarcón & M. Geber. 2006. The evolution of plant-insect mutualisms. **New Phytologist** **172**: 412–428.
- Cameron, S. A. 2004. Phylogeny and biology of Neotropical orchid bees (Euglossini). **Annual Review of Entomology** **49**: 377–404.
- Cancino, A. M. & A. Damon 2007. Fragrance analysis of euglossine bee pollinated orchids from Soconusco, south-east Mexico. **Plant Species Biology** **22**: 129–134.
- Carvalho, R. & A. C. Webber. 2000. Biologia floral de *Unonopsis guatterioides* (A. DC.) R.E. Fr., uma Annonaceae polinizada por Euglossini. **Revista Brasileira de Botânica** **23**: 419–423.
- Chamberlain, S. A. & J. N. Holland. 2009. Body size predicts degree in ant-plant mutualistic networks. **Functional Ecology** **23**: 196–202.
- Crüger, H. 1865. A few notes on the fecundation of orchids and their morphology. **Journal of the Linnean Society – Botany** **8**: 127–135.
- Cruz-Landim, C.; A. C. Stort; M. A. C. Cruz & E. W. Kitajima. 1965. Órgão tibial dos machos de Euglossini. Estudo ao microscópio óptico e eletrônico. **Revista Brasileira de Biologia** **25**: 323–342.
- Damon, A. & P. Salas-Roblero. 2007. A survey of pollination in remnant orchid populations in Soconusco, Chiapas, Mexico. **Tropical Ecology** **48**: 1–14.
- Diamond, J.M. 1975. Assembly of species community, p. 342–444. *In*: M.L. Cody & J.M. Diamond (Eds.). **Ecology and evolution of communities**. Harvard University Press.
- Dodson, C. H. 1975. Coevolution of orchids and euglossine bees, p. 91–99. *In*: L. Gilbert & P. H. Raven (Eds.). **Coevolution of animal and plants**. University of Texas, Austin.
- Dodson, C. H.; R. L. Dressler; H. G. Hills & N. H. Williams. 1969. Biologically active compounds in orchid fragrances. **Science** **164**: 1243–1249.

- Dressler, R. L. 1968a. Pollination by euglossine bees. **Evolution** **22**: 202–210.
- Dressler, R. L. 1968b. Observations on Orchids and Euglossine Bees in Panama and Costa Rica. **Revista de Biología Tropical** **15**: 143–183.
- Dressler, R. L. 1981. **The orchids: natural history and classification**. Harvard University Press.
- Dressler, R. L. 1982. Biology of the orchid bees (Euglossini). **Annual Review of Ecology and Systematics** **13**: 373–394.
- Dressler, R. L. 1993. **Phylogeny and classification of the Orchid Family**. Melbourne, Cambridge University Press.
- Dunne, J. A.; R. J. Williams; N. D. Martínez. 2002. Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. **Proceedings of the National Academy of Sciences** **99**: 12917–12922.
- Dupont, Y. L.; D.M. Hansen & J.M. Olesen. 2003. Structure of a plant-flower visitor network in a high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands. **Ecography** **26**: 301–310.
- Eltz, T.; W. M. Whitten; D. W. Roubik & K. E. Linsenmair. 1999. Fragrance collection, storage, and accumulation by individual male orchid bees. **Journal of Chemical Ecology** **25**: 157–176.
- Eltz, T.; D. W. Roubik & W. M. Whitten. 2003. Fragrances, male display and mating behavior of *Euglossa hemichlora* – a flight cage experiment. **Physiological Entomology** **28**: 251–260.
- ESRI. 2004. Programa de geoprocessamento ArcGIS 9. **Environmental Systems Research Institute**, EUA.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. **American Naturalist** **126**: 1–25.
- Fenster, C. B.; W. S. Armbruster; P. Wilson; M. R. Dudash; J. D. Thomson. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics** **35**: 375–403.
- Fischer, J. & D. B. Lindenmayer. 2002. Treating the nestedness temperature calculator as a “black box” can lead to false conclusions. **Oikos** **99**: 193–199.
- Freckleton, R. P.; P. H. Harvey & M. Pagel. 2002. Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. **American Naturalist** **160**: 712–726.
- Galen, C. 1996. Rates of floral evolution: adaptation to bumblebee pollination in an alpine wildflower, *Polemonium viscosum*. **Evolution** **50**: 120–125.
- Gaston, K. J.; T. M. Blackburn & J. H. Lawton. 1997. Interspecific abundance-range size relationships: an appraisal of mechanisms. **Journal of Animal Ecology** **66**: 579–601.
- Gathmann, A. & T. Tscharntke. 2002. Foraging ranges of solitary bees. **Journal of Animal Ecology** **71**: 757–764.
- Gerlach, G. & R. Schill. 1991. Composition of orchid scents attracting euglossine bees. **Botanica Acta** **104**: 379–391.
- Gotelli, N.J. & G.L. Entsminger. 2006. EcoSim: null models software for ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>.
- Gravendeel, B.; A. Smithson; F. J. W. Slik & A. Schuiteman. 2004. Epiphytism and pollinator specialization:



- drivers for orchid diversity? **Philosophical Transactions of the Royal Society B** **359**: 1523–1535.
- Greenleaf, S. S.; N. M. Williams; R. Winfree & C. Kremen. 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. **Oecologia** **153**: 589–596.
- Greve, M. & S. L. Chown. 2006. Endemicity biases nestedness metrics: a demonstration, explanation and solution. **Ecography** **29**: 347–356.
- Guédot, C.; J. Bosch & W. P. Kemp. 2009. Relationship between body size and homing ability in the genus *Osmia* (Hymenoptera; Megachilidae). **Ecological Entomology** **34**: 158–161.
- Guimarães, P. R.; C. Sazima; S. F. R. Reis & I. Sazima. 2007b. The nested structure of marine cleaning symbiosis: is it like flowers and bees? **Biology Letters** **3**: 51–54.
- Guimarães, P. R.; V. Rico-Gray; S. F. Reis & J. N. Thompson. 2006. Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. **Proceedings of the Royal Society of London B** **273**: 2041–2047.
- Guimarães, P.R.; G. Machado; M.A.M. Aguiar; P. Jordano; J. Bascompte; A. Pinheiro & S.F. Reis. 2007a. Build-up mechanisms determining the topology of mutualistic networks. **Journal of Theoretical Biology** **249**: 181–189.
- Harris, S.; W.J. Cresswell; P.G. Forde; W.J. Trehella; T. Woollard & S. Wray. 1990. Home-range analysis using radio-tracking data – a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. **Mammalian Review** **20**: 97–123.
- Hentrich, H.; R. Kaiser & G. Gottsberger. 2007. Floral scent collection at the perfume flowers of *Anthurium rubrinervum* (Araceae) by the kleptoparasitic orchid bee *Aglae caerulea*. **Ecotropica** **13**: 149–155.
- Hills, H. G.; N. H. Williams & C. H. Dodson. 1972. Floral fragrances and isolation mechanisms in the genus *Catasetum* (Orchidaceae). **Biotropica** **4**: 61–76.
- Janzen, D. H. 1971. Euglossine bees as long-distances pollinators of tropical plants. **Science** **171**: 203–205.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal – connectance, dependence asymmetries, and coevolution. **American Naturalist** **129**: 657–677.
- Jordano, P.; J. Bascompte & J.M. Olesen. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. **Ecology Letters** **6**: 69–81.
- Kimsey, L. S. 1980. The behaviour of male orchid bees (Apidae, Hymenoptera, Insecta) and the question of leks. **Animal Behavior** **28**: 996–1004.
- Kimsey, L.S. 1982. Systematics of bees of the genus *Eufriesea*. **University of California Publications on Entomology** **95**: 1–125.
- Krishna, A.; P. R. Guimarães; P. Jordano & J. Bascompte. 2008. A neutral-niche theory of nestedness in mutualistic networks. **Oikos** **117**: 1609–1618.
- Lawton, J. H. 1990. Species richness and population dynamics of animal assemblages. Patterns in body size: abundance space. **Philosophical Transactions of the Royal Society B** **33**: 283–291.
- Lewinsohn, T. M.; P. I. Prado; P. Jordano; J. Bascompte & J. M. Olesen. 2006. Structure in plant-animal interaction assemblages. **Oikos** **113**: 174–184.

- Löwenberg-Neto, P. 2007. **Biogeografia de Muscidae nas regiões Andina e Neotropical**. Dissertação de mestrado. Curitiba, Universidade Federal do Paraná. 76p.
- Löwenberg-Neto, P. 2008. The structure of the parasite-host interactions between *Philornis* (Diptera: Muscidae) and neotropical birds. **Journal of Tropical Ecology** **24**: 1–6.
- Lunau, K. 1992. Evolutionary aspects of perfume collection in male euglossine bees (Hymenoptera) and of nest deception in bee-pollinated flowers. **Chemoecology** **3**: 65–73.
- Maddison, W.P. & D.R. Maddison. 2006. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 1.1.
- Madison, M. 1981. Vanilla beans and bees. **Bulletin of the Marie Selby Botanical Garden** **8**: 8.
- Memmott, J. 1999. The structure of a plant-pollinator food web. **Ecology Letters** **2**: 276–280.
- Memmott, J.; N. M. Waser & M. V. Price. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. **Proceedings of the Royal Society of London B** **271**: 2605–2611.
- Midford, P.E.; T. Garland Jr. & W.P. Maddison. 2005. PDAP Package of Mesquite. Version 1.07.
- Montoya, J. M.; S. L. Pimm & R. V. Solé. 2006. Ecological networks and their fragility. **Nature** **442**: 259–264.
- Moure, J. S. ; G. A. R. Melo & L. R. R. Faria Jr. 2007. Tribe Euglossini, p. 214–255. *In*: J. S. Moure; D. Urban & G. A. R. Melo (Org.). **Catalogue of bees (Hymenoptera, Apoidea) in the neotropical region**. Curitiba, Sociedade Brasileira de Entomologia.
- Nemésio, A. 2007. The community structure of male orchid bees along the Neotropical region. **Revista Brasileira de Zoociências** **9**: 151–158.
- Nemésio, A. & F. A. Silveira. 2006. Deriving ecological relationships from geographic correlations between host and parasitic species - an example with orchid bees. **Journal of Biogeography** **33**: 91–97.
- Nielsen, A. & J. Bascompte. 2007. Ecological networks, nestedness and sampling effort. **Journal of Ecology** **95**: 1131–1141.
- Olesen, J. M. & P. Jordano. 2002. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. **Ecology** **83**: 2416–2424.
- Oliveira, M. L. 1998. Interações entre Euglossini e Orchidaceae: uma mini-revisão sob uma perspectiva cladística e biogeográfica. **Anais do Encontro sobre Abelhas** **3**: 144–150.
- Oliveira, M.L. 2000. **O gênero *Eulaema* Lepeletier, 1841 (Hymenoptera, Apidae, Euglossini): filogenia, biogeografia e relações com as Orchidaceae**. Tese de doutorado. Ribeirão Preto, FFCLRP/USP. 159p.
- Ollerton, J. 1996. Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant-pollinator systems. **Journal of Ecology** **84**: 767–769.
- Ollerton, J.; D. McCollin; D.G. Fautin & G.R. Allen. 2007. Finding NEMO: nestedness endangered by mutualistic organization in anemonefish and their hosts. **Proceedings of the Royal Society of London B** **274**: 591–598.
- Ollerton, J.; S. D. Johnson; L. Cranmer & S. Keller. 2003. The pollination ecology of an assemblage of

- grassland asclepiads in South Africa. **Annals of Botany** **92**: 807–834.
- Pagel, M. 1997. Inferring evolutionary processes from phylogenies. **Zoologica Scripta** **26**: 331–348.
- Pagel, M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. **Nature** **401**: 877–884.
- Pagel, M. & A. Meade 2007. BayesTraits version 1.0 computer package. <http://www.evolution.reading.ac.uk/BayesTraits.htm>.
- Peruquetti, R. C. 2000. Function of fragrances collected by Euglossini males (Hymenoptera: Apidae). **Entomologia Generalis** **25**: 33–37.
- Proulx, S. R.; D. E. L. Promislow & P.C. Phillips. 2005. Network thinking in ecology and evolution. **Trends in Ecology and Evolution** **20**: 345–353.
- Ramírez, S.; R. L. Dressler & M. Ospina. 2002. Euglossine bees (Hymenoptera: Apidae) from the Neotropical Region: A species checklist with notes on their biology. **Biota Colombiana** **3**: 7–118.
- Raw, A. 1989. The dispersal of males of three species of euglossine bees between isolated patches of Eastern Brazilian wet forest. **Revista Brasileira de Entomologia** **33**: 103–107.
- Rebêlo, J. M. M. & C. A. Garófalo. 1991. Diversidade e sazonalidade de machos de Euglossinae (Hymenoptera: Apidae) e preferências por iscas-odores em um fragmento de florestas do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Biologia** **51**: 787–799.
- Rebêlo, J. M. M. 2001. **História natural das Euglossíneas. As abelhas das orquídeas**. São Luís, Editora Lithograf. 152 p.
- Rezende, E. L.; J. E. Lavabre; P. R. Guimarães; P. Jordano & J. Bascompte. 2007a. Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. **Nature** **448**: 925–928.
- Rezende, E. L.; P. Jordano & J. Bascompte. 2007b. Effects of phenotypic complementarity and phylogeny on the nested structure of mutualistic networks. **Oikos** **116**: 1919–1929.
- Roberts, D. R.; W. D. Alecrim; J. M. Heller; S. R. Ehrhardt & J. B. Lima. 1982. Male *Eufriesea purpurata*, a DDT-collecting euglossine bee in Brazil. **Nature** **297**: 62–63.
- Rodríguez-Gironés, M. A. & L. Santamaría. 2006. A new algorithm to calculate the nestedness temperature of presence-absence matrices. **Journal of Biogeography** **33**: 924–935.
- Roubik, D. W. 2004. Sibling species of *Glossura* and *Glossuropoda* in the Amazon region (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). **Journal of the Kansas Entomological Society** **77**: 235–253.
- Roubik, D. W. & J. D. Ackerman. 1987. Long-term ecology of euglossine orchid-bees (Apidae: Euglossini) in Panama. **Oecologia** **73**: 321–333.
- Roubik, D. W. & P. E. Hanson. 2004. **Orchid bees of Tropical America. Biology and field guide**. San José, INBio. 370 p.
- Roubik, D. W. 1998. Grave-robbing by male *Eulaema* (Hymenoptera, Apidae): implications for euglossine biology. **Journal of the Kansas Entomological Society** **71**: 188–191.
- Sargent, R. D. & S. P. Otto. 2006. The role of local species abundance in the evolution of pollinator attraction in flowering plants. **American Naturalist** **167**: 67–80.

- Sazima, M.; S. Vogel; A. Cocucci & G. Hausner. 1993. The perfume flowers of *Cyphomandra* (Solanaceae): pollination by euglossine bees, bellow mechanism, osmophores, and volatiles. **Plant Systematics and Evolution** **187**: 55–88.
- Schiestl, F. P. & P. M. Schlüter. 2009. Floral isolation, specialized pollination, and pollinator behavior in orchids. **Annual Review of Entomology** **54**: 425–446.
- Silva-Pereira, V.; E. C. Smidt & E. L. Borba. 2007. Isolation mechanisms between two sympatric *Sophronitis* (Orchidaceae) species endemic to northeastern Brazil. **Plant Systematics and Evolution** **269**: 171–182.
- Singer, R. B. 2003. Orchid pollination: recent developments from Brazil. **Lankesteriana** **7**: 111–114.
- Soares, A. A.; L. A. O. Campos; M. F. Vieira & G. A. R. Melo. 1989. Relações entre *Euglossa* (*Euglossella*) *mandibularis* Friese, 1899 (Hymenoptera, Apidae, Euglossini) e *Cyphomandra calycina* (Solanaceae). **Ciência e Cultura** **41**: 903–905.
- Southwood, T. R. E. 1961. The number of species of insects associated with various trees. **Journal of Animal Ecology** **30**: 1–8.
- Teichert, H.; S. Dötterl; B. Zimma; M. Ayasse & G. Gottsberger. 2008. Perfume-collecting male euglossine bees as pollinators of a basal angiosperm: the case of *Unonopsis stipitata* (Annonaceae). **Plant Biology** **11**: 29–37.
- Thébault, E. & C. Fontaine. 2008. Does asymmetric specialization differ between mutualistic and trophic networks? **Oikos** **117**: 555–563.
- Theissen, G. 2009. Saltational evolution: hopeful monsters are here to stay. **Theory in Biosciences** **128**: 43–51.
- Thompson, J. N. 1994. **The coevolutionary process**. Chicago, Chicago University Press.
- Thompson, J. N. 2006. Mutualistic webs of species. **Science** **312**: 372–373.
- Tonhasca Jr., A.; G. S. Albuquerque & J. L. Blackmer. 2003. Dispersal of euglossine bees between fragments of the Brazilian Atlantic Forest. **Journal of Tropical Ecology** **19**: 99–102.
- Tremblay, R. L. 1992. Trends in the pollination ecology of the Orchidaceae: evolution and systematics. **Canadian Journal of Botany** **70**: 642–650.
- Ulrich, W. & N.J. Gotelli. 2007. Null model analysis of species nestedness patterns. **Evolution** **88**: 1824–1831.
- Ulrich, W. 2006. Nestedness – a FORTRAN program for calculating ecological matrix temperatures. <http://www.uni.torun.pl/~ulrichw>.
- Ulrich, W.; M. Almeida-Neto & N. J. Gotelli. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. **Oikos** **118**: 3–17.
- van der Pijl, L. & C. H. Dodson. 1966. **Orchid flowers: their pollination and evolution**. Coral Gables, University of Miami.
- Vázquez, D. P. & M. A. Aizen. 2003. Null model analysis of specialization in plant-pollinator interactions. **Ecology** **84**: 2493–2501.

- Vázquez, D. P. & M. A. Aizen. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. **Ecology** **85**: 1251–1257.
- Vázquez, D. P. & M. A. Aizen. 2006. Community-wide patterns of specialization in plant-pollinator interactions revealed by null-models. p. 200–219. *In*: N. M. Waser & J. Ollerton (eds.). **Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization**. Chicago, University of Chicago Press.
- Vázquez, D.P. & D. Simberloff. 2002. Ecological specialization and susceptibility to disturbance: conjectures and refutations. **American Naturalist** **159**: 606–623.
- Vázquez, D. P.; R. Poulin; B. R. Krasnov & G. I. Shenbrot. 2005. Species abundance and the distribution of the specialization in host-parasitic interaction networks. **Journal of Animal Ecology** **74**: 946–955.
- Vázquez, D. P.; Blüthgen, N.; Cagnolo, L. & N. P. Chacoff. Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. **Annals of Botany** **103**: 1445–1457.
- Verdú, M. & A. Valiente-Banuet. 2008. The nested assembly of plant facilitation networks prevents species extinctions. **American Naturalist** **172**: 751–760.
- Waser, N. M.; L. Chittka; M. V. Price; N. M. Williams & J. Ollerton. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecology** **77**: 1043–1060.
- Whitten, W. N.; N. H. Williams; W. S. Armbruster; M. A. Battiste; L. Strekowski & N. Lindquist. 1986. Carvone oxide: an example of convergent evolution in euglossine pollinated plants. **Systematic Botany** **11**: 222–228.
- Whitten, W. N.; H. G. Hills & N. H. Williams. 1988. Occurrence of ipsdienol in floral fragrances. **Phytochemistry** **27**: 2759–2760.
- Williams, N. H. 1982. The biology of orchids and euglossine bees, p. 119–171. *In*: J. Arditti (Ed.). **Orchid Biology: Reviews and Perspectives**. Ithaca, Cornell University Press.
- Williams, N. H. & W. M. Whitten. 1983. Orchid floral fragrances and male euglossine bees: methods and advances in the last sesquidecade. **Biological Bulletin** **164**: 355–395.
- Williams, N. H.; J. T. Atwood & C. H. Dodson. 1981. Floral fragrance analysis in *Anguloa*, *Lycaste* e *Mendoncella* (Orchidaceae). **Selbyana** **5**: 291–295.
- Williams, N. H. & W. M. Whitten. 1999. Molecular phylogeny and floral fragrances of male euglossine bee-pollinated orchids: a study of *Stanhopea* (Orchidaceae). **Plant Species Biology** **14**: 129–136.
- Wolda, H. 1978. Fluctuations in abundance of tropical insects. **American Naturalist** **112**: 1017–1045.
- Wright, D. H.; B. D. Patterson; G. M. Mikkelsen; A. Cutler & W. Atmar. 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. **Oecologia** **113**: 1–20.
- Zucchi, R. D.; S. F. Sakagami & J. M. F. de Camargo. 1969. Biological observations on a neotropical parasocial bee, *Eulaema nigrita*, with a review on the biology of Euglossinae (Hymenoptera, Apidae). A comparative study. **Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University** **17**: 271–380.

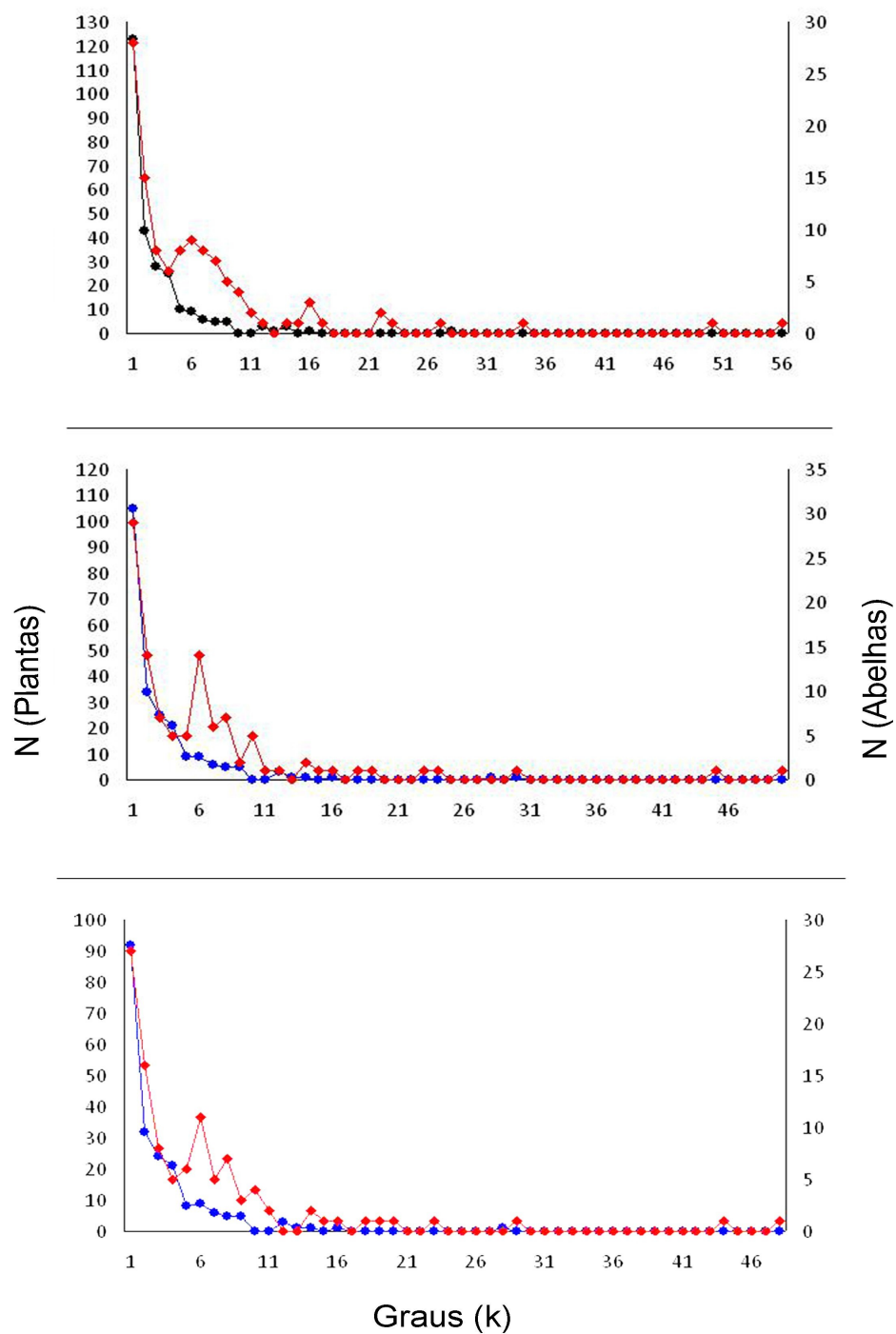


Figura 1: Frequência dos graus nas matrizes de interação entre: (em cima) machos de Euglossina e plantas de diferentes famílias; (meio) machos e espécies de Orchidaceae; (embaixo) machos e orquídeas que polinizam (vermelho: machos; azul: plantas).

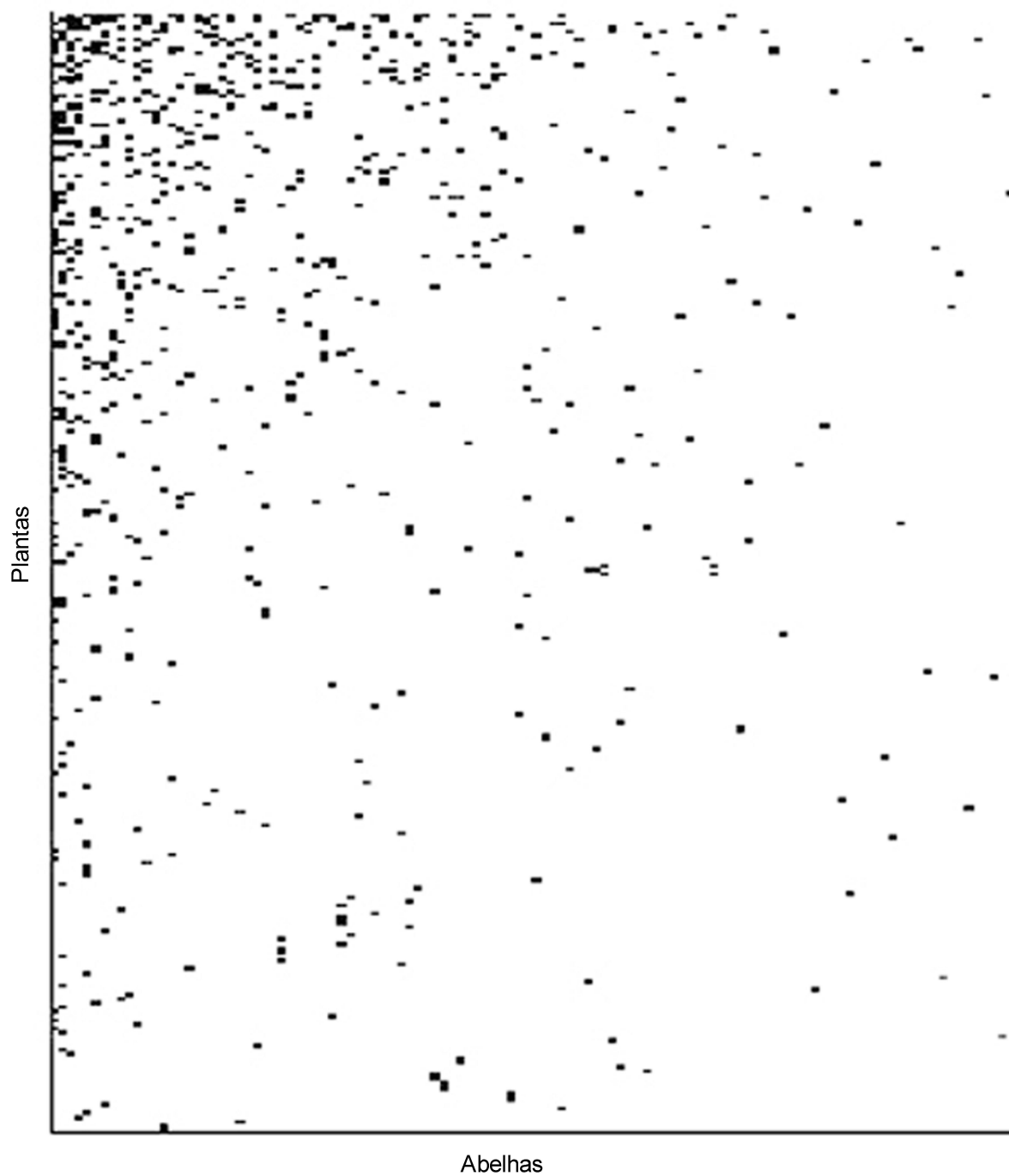


Figura 2: Interações entre machos de espécies de Euglossina e plantas fornecedoras de compostos aromáticos (de diferentes famílias vegetais): 263 espécies de plantas (linhas) e 114 espécies de abelhas (colunas); quadrados negros demonstram existência de interação; a matriz está ordenada das espécies com mais para as com menos interações.

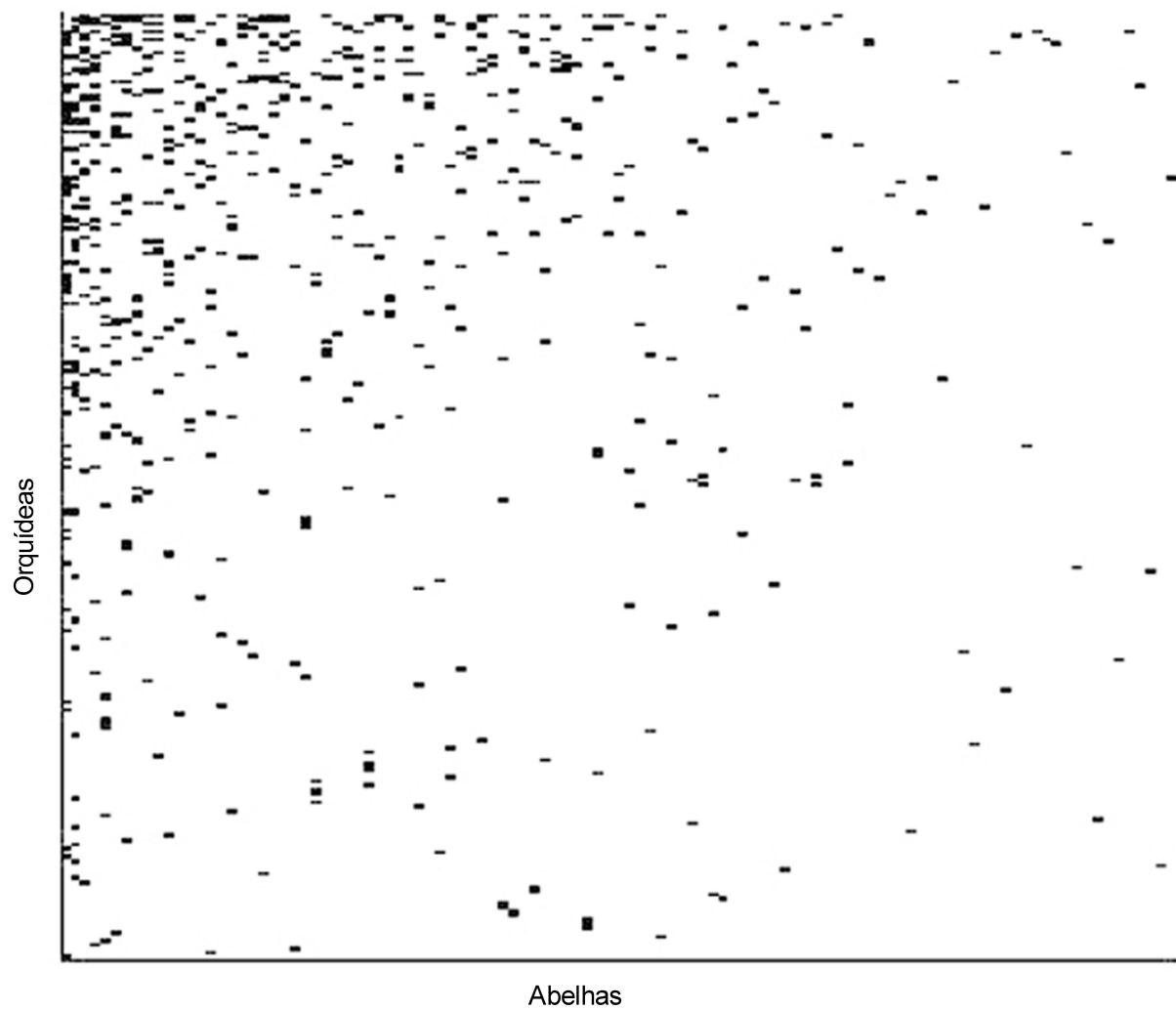


Figura 3: Interações entre machos de espécies de Euglossina e orquídeas fornecedoras de compostos aromáticos: 226 espécies de orquídeas (linhas) e 107 espécies de abelhas (colunas); quadrados negros demonstram existência de interação; a matriz está ordenada das espécies com mais para as com menos interações.



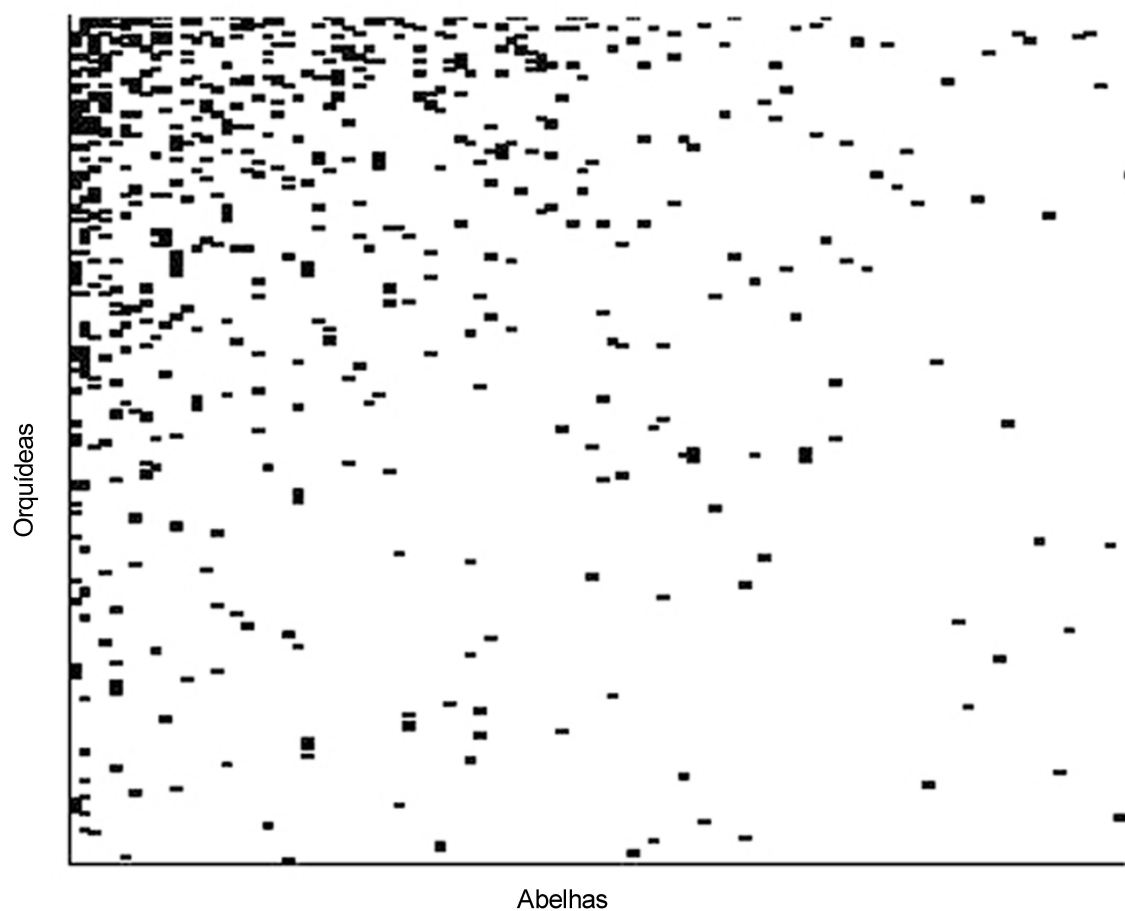


Figura 4: Interações entre machos de espécies de *Euglossina* e orquídeas fornecedoras de compostos aromáticos, comprovadamente polinizadas por estas abelhas: 209 espécies de orquídeas (linhas) e 105 espécies de abelhas (colunas); quadrados negros demonstram existência de interação; a matriz está ordenada das espécies com mais para as com menos interações.

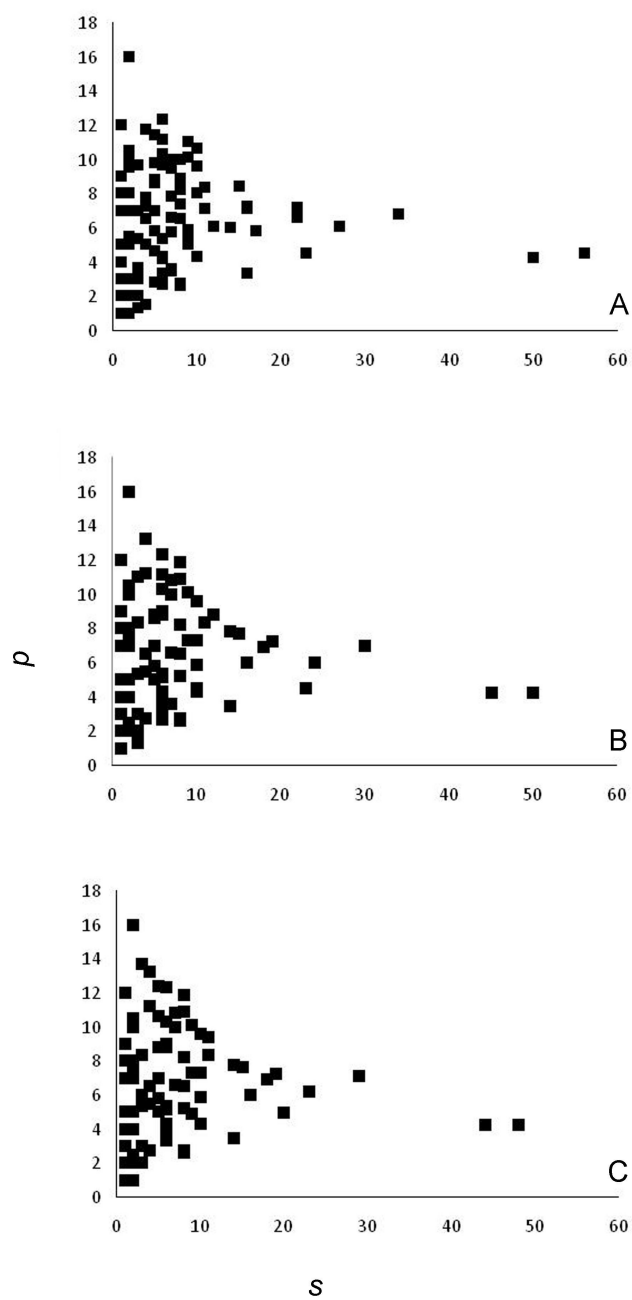


Figura 5: Distribuição da especialização assimétrica em interação entre machos de *Euglossina* e plantas fornecedoras de compostos aromáticos; Especialização média dos parceiros de uma espécie ( $p$ ) versus o grau de especialização desta espécie ( $s$ ): (A) machos x plantas de diferentes famílias; (B) machos x orquídeas em geral; (C) machos x orquídeas polinizadas por eles.

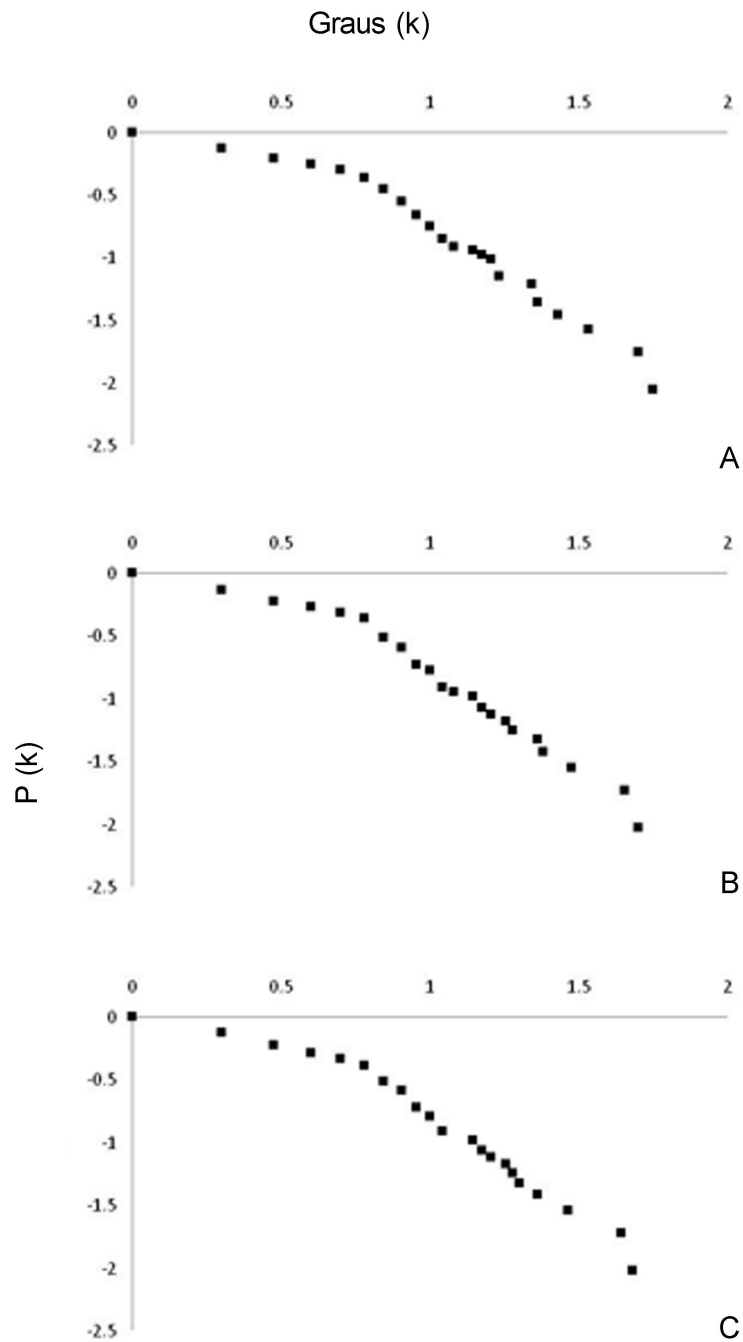


Figura 6: Relação log-log do grau acumulado descrevendo a probabilidade de se encontrar uma espécie de abelha que interaja com pelo menos k plantas na mesma rede de interação: (A) machos x plantas em geral (ajuste:  $r = -0,9634$ ;  $p = 0,0000$ ); (B) machos x orquídeas (ajuste:  $r = -0,9652$ ;  $p = 0,0000$ ); (C) machos x orquídeas polinizadas por eles (ajuste:  $r = -0,9648$ ;  $p = 0,0000$ ).

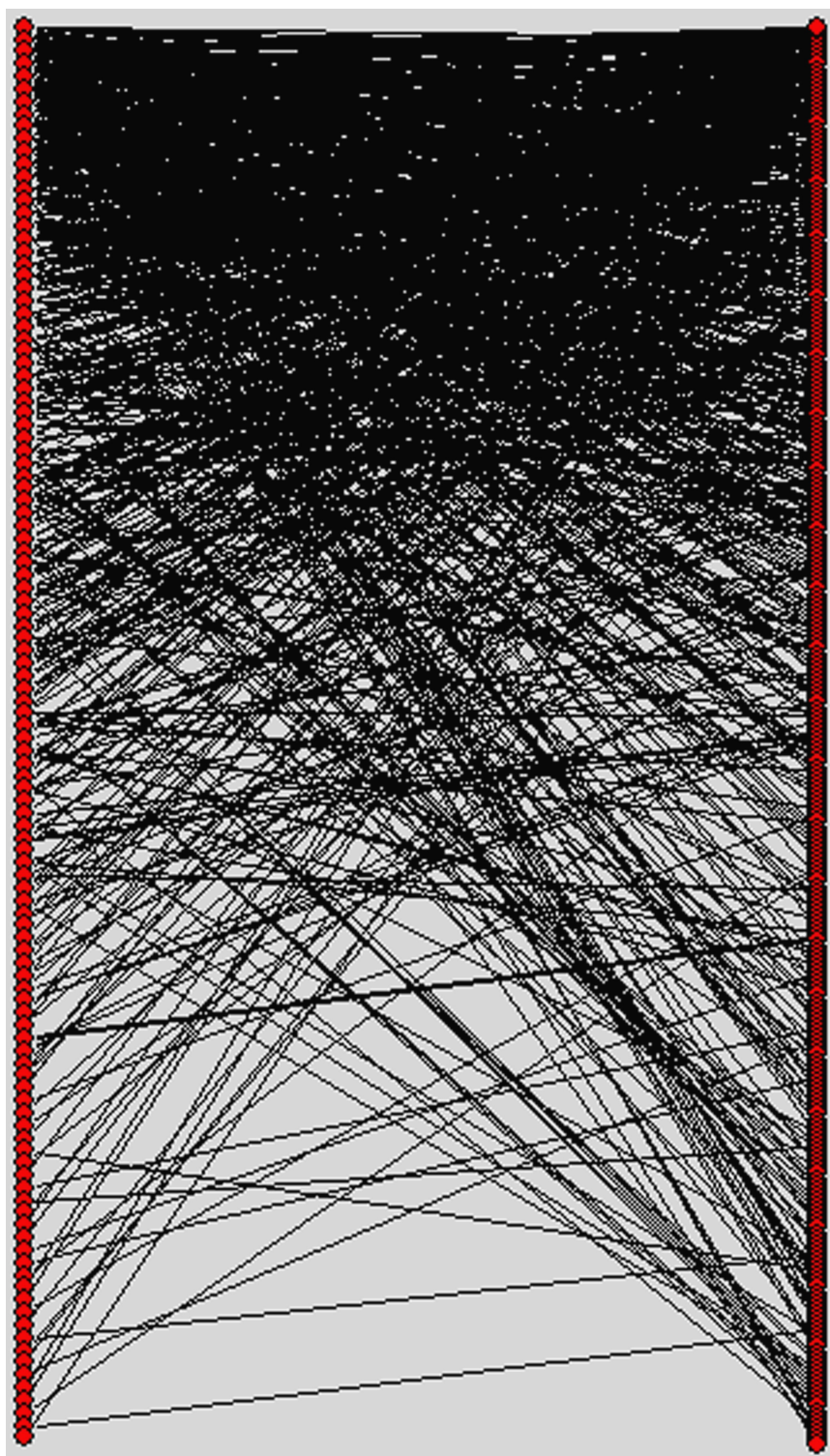


Figura 7: Rede bipartida demonstrando as interações entre plantas fornecedoras de compostos aromáticos (de diferentes famílias vegetais) e machos de espécies de Euglossina; os nós à esquerda representam as plantas (263 espécies) e os à direita as abelhas (114 espécies); a conexão por uma linha indica existência de interação entre este par de organismos (759 interações observadas).

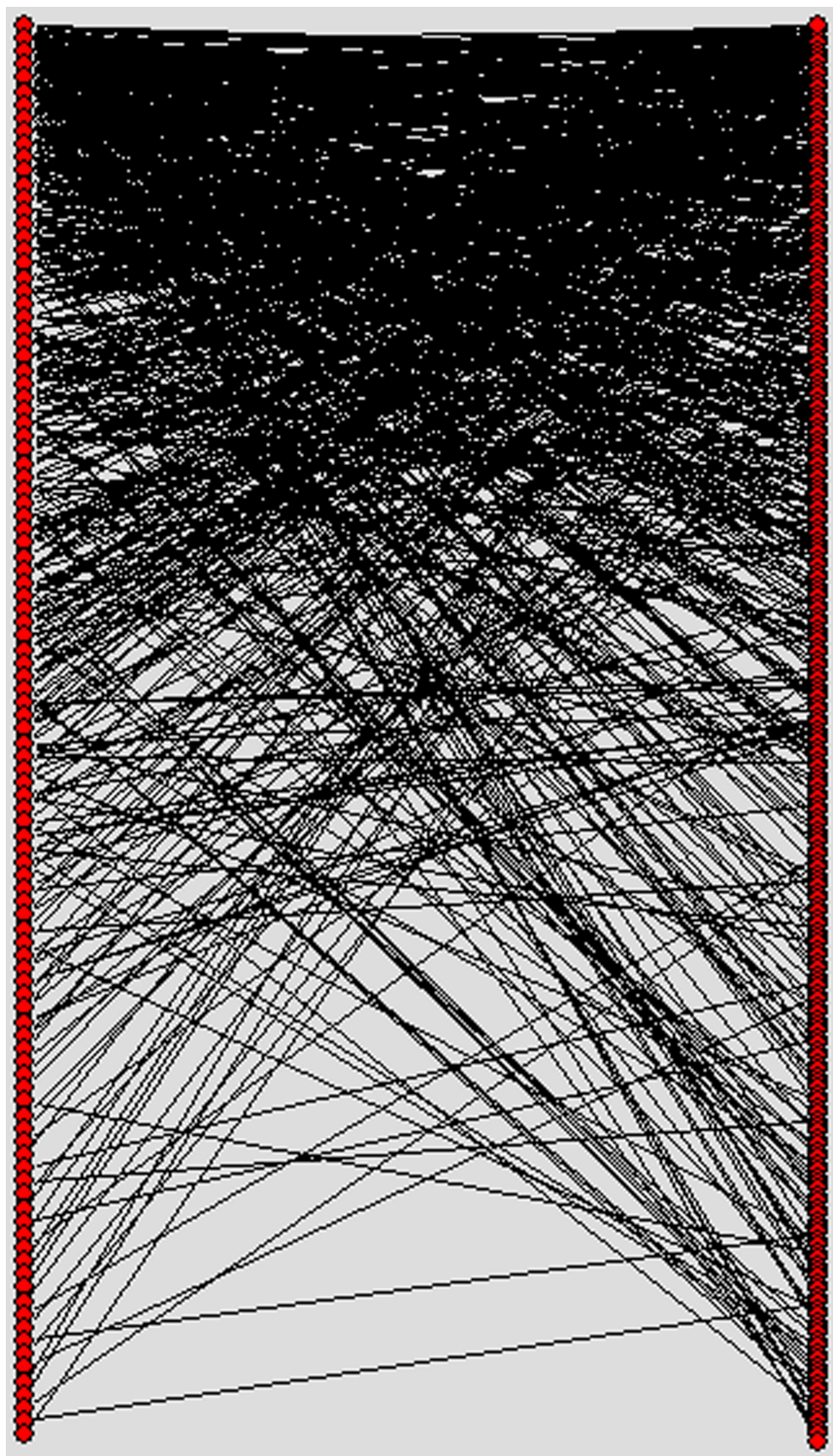


Figura 8: Rede bipartida demonstrando as interações entre orquídeas fornecedoras de compostos aromáticos e machos de espécies de Euglossina; os nós à esquerda representam as plantas (226 espécies) e os à direita as abelhas (107 espécies); a conexão por uma linha indica existência de interação entre este par de organismos (664 interações observadas).



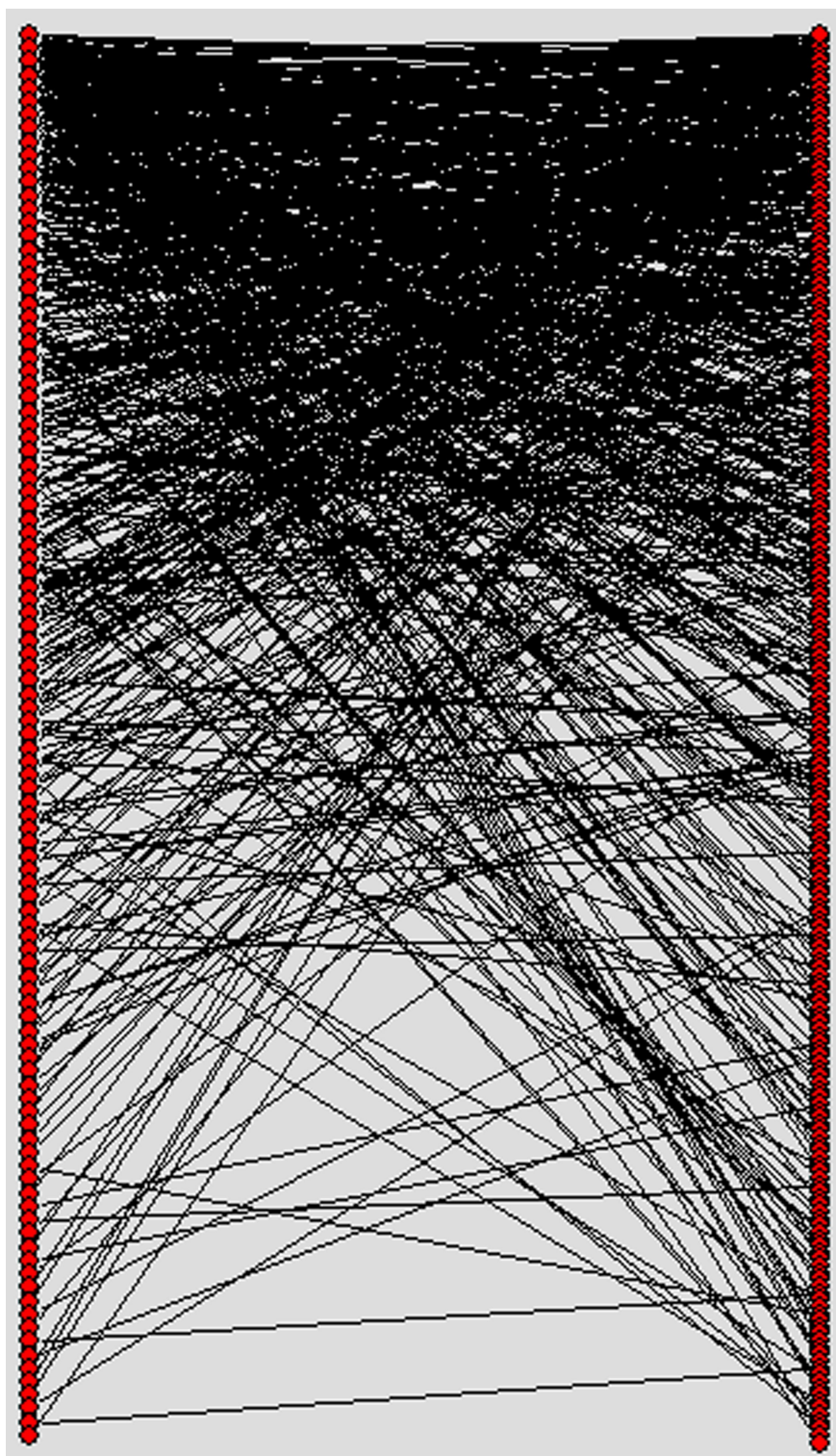
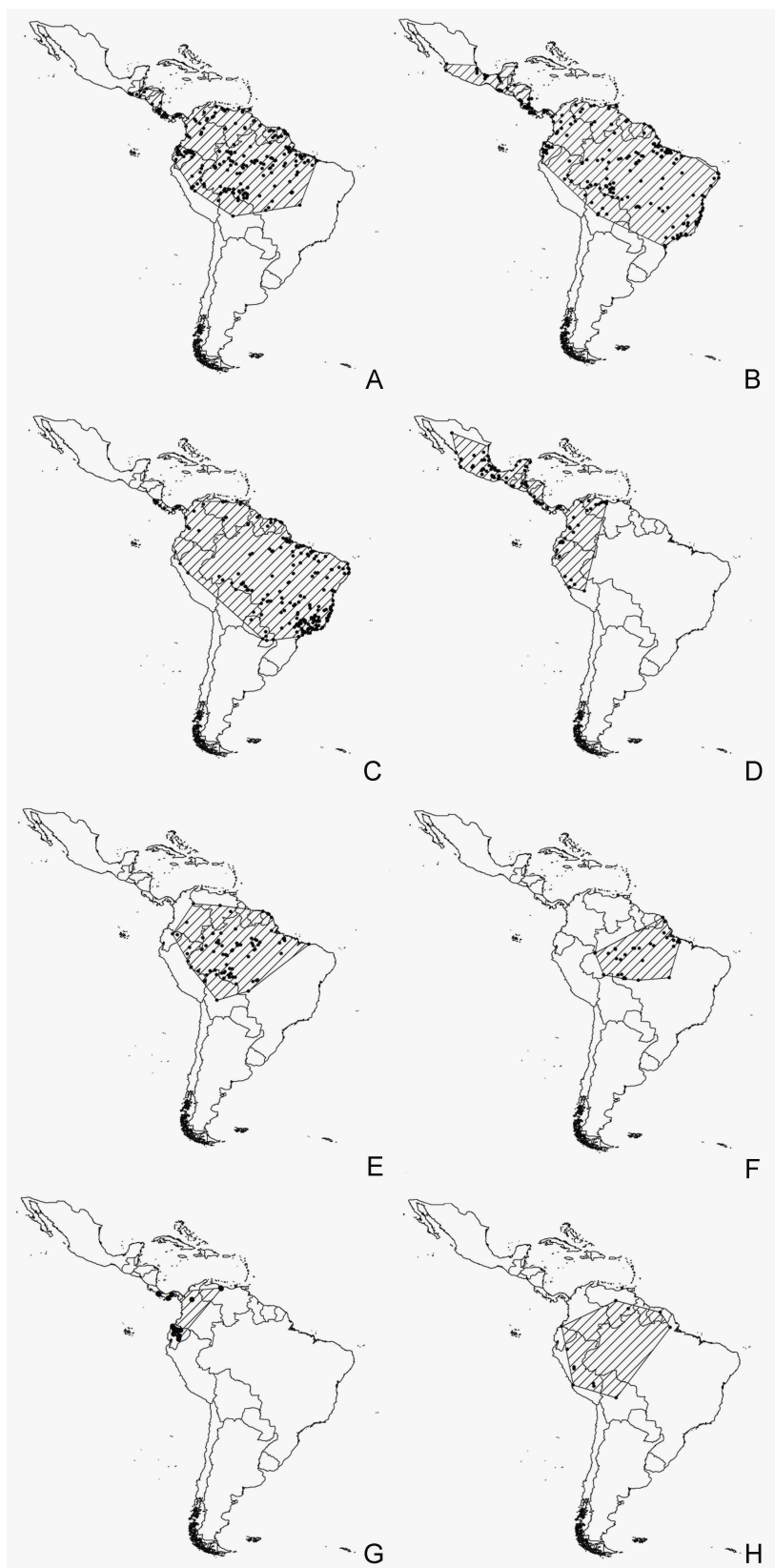


Figura 9: Rede bipartida demonstrando as interações entre orquídeas fornecedoras de compostos aromáticos (sabidamente polinizadas por machos de *Euglossina*) e espécies desta subtribo; os nós à esquerda representam as plantas (209 espécies) e os à direita as abelhas (105 espécies); a conexão por uma linha indica existência de interação entre este par de organismos (639 interações observadas).



Figuras 10: Mapas da distribuição de algumas espécies de *Eulaema* na região neotropical. Os pontos representam registros conhecidos e a área hachurada o polígono mínimo convexo calculado a partir destes pontos: (A) *E. meriana*; (B) *E. cingulata*; (C) *E. nigrita*; (D) *E. polychroma*; (E) *E. mocsaryi*; (F) *E. polyzona*; (G) *E. speciosa*; (H) *E. peruviana*.

## **ANEXOS**



# Anexo 1. Partição 16S: seqüências alinhadas (467 nucleotídeos) utilizadas para as análises.

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	5	15	25	35	45
<i>Apis mellifera</i>	GATTTGTCGA	ACAGACTTAA	TTAAACTACT	GCGTCATCTT	AATTCAACAG
<i>Melipona bicolor</i>	GATTTGTCGA	ACAGACTTAA	TTAAACTTCT	ACATTATCTT	AATTCAACAA
<i>Centris inermis</i>	GATCTGCCCA	ATGAAGTAAA	NTGAATGGCT	GTAGCATACT	GA CTGTACAA
<i>Eulaema nigrita</i>	AATATACTCA	ATGAAATTC-	TTAAATGGCT	GCAGTATATT	GA CTGTACTA
<i>Apis dorsata</i>	GATCTGCTCA	ATGAAATATT	TTTAATAGCT	GCAGTATATT	GA CTGTACAA
<i>Eufriesea flaviventris</i>	AATCTGCTCA	ATGAATTTAT	TTAAATAGCT	GCAGTATATT	GA CTATACAA
<i>Melipona compressipes</i>	GATCTGCCCA	ATGATAATTA	TTTAATGGCT	GCAGTATACT	GA CTGTACAA
<i>Bombus terrestris</i>	ATTCTGCCCA	ATGATTTTAA	TTAAATGGCT	GCGGTATATT	GA CTGTACAA
<i>Euglossa imperialis 1</i>	AATCTGCTCA	ATGAATTTAT	TTAAATAGCT	GCAGTATATT	GA CTGTACTA
<i>Euglossa imperialis 2</i>	AATCTGCTCA	ATGAATTTAT	TTAAATAGCT	GCAGTATATT	GA CTGTACTA
<i>Euglossa championi</i>	AATCTGCTCA	ATGAATTTAT	TTAAATAGCT	GCAGTATATT	GA CTGTACTA
<i>Euglossa bidentata</i>	AATCTGCTCA	ATGAATTTAT	TTAAATAGCT	GCAGTATATT	GA CTGTACTA
<i>Euglossa intersecta 1</i>	-----	-----	-----	-----	-----
<i>Euglossa intersecta 2</i>	-----	-----	-----	-----	-----
<i>Eulaema cingulata</i>	-----CA	ATGAATTAAT	TTAAATGGCN	GCAGTATATT	GACGGTACAA
<i>Eulaema bombiformis</i>	AATCTGCTCA	ATGAATA---	TTAAATAGCT	GCAGTATAAT	AAC TGTACAA
<i>Eulaema meriana</i>	AATCTGCTCA	ATGAAATT--	TTAAATAGCT	GCAGTATATT	GA CTGTACAA
<i>Eulaema polyzona</i>	AATTTGCTCA	ATGAATTTTT	TTTAATAGCT	GCAGTATATT	GA CTGTACAA
<i>Eulaema peruviana</i>	AATCTGTTCA	CTGAAAATTT	TTAAATAGCT	GCAGTATGTT	GA CTGTACTA
<i>Eulaema speciosa</i>	AATCTGCTCA	ATGAAAATTT	TTAAATAGCT	GCAGTATATT	GA CTGTACAA
<i>Eulaema mocsaryi</i>	AATCTGCTCA	ATGAATTTT-	TTTAATAGCT	GCAGTATATT	GA CTGTACAA
<i>Eulaema polychroma</i>	AATCTGCTCA	ATGAATTTTA	TTAAATAGCT	GCAGTATATT	GA CTGTACAA
<i>Aglae caerulea</i>	AATCTGCTCA	ATGAATTTAT	TTAAATAGCT	GCAGTATATT	GA CTGTACAA
<i>Eufriesea xantha</i>	AATCTGCTCA	ATGAATTTAT	TTAAATAGCT	GCAGTATATT	GA CTGTACAA
<i>Eufriesea caerulescens</i>	AATCTGCTCA	ATGAAATTTT	TTAAATAGCT	GCAGTATATT	GA CTGTACAA
<i>Exaerete sp.</i>	ACTCTGCTGA	AGGAAYTAAC	TTGAGTAGGA	GCAGTATACT	GA CTGTACAA
<i>Exaerete smaragdina</i>	ACTCTGCTCA	ATGAATAAAT	TTAAATAGCT	GCAGTATACT	GA CTGTACAA
	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	55	65	75	85	95
<i>Apis mellifera</i>	AGGTCGCAAA	C-----AT	CTTTATCTAT	ATGATCTATC	AAAAGATATT
<i>Melipona bicolor</i>	AGGTAATTTA	TTCTTTTAAT	TTTAAATTAA	AGAAGTAAAT	AAAAAATTTT
<i>Centris inermis</i>	GGGCAGCAGA	ATTAATTGTC	TTCTAATTGA	AGACTTGGAT	GAAAGAATTA
<i>Eulaema nigrita</i>	AGGTAGCATA	ATGAATTGTC	CTTTAATTAG	AGAATAGAAAT	GAAAGAATTA
<i>Apis dorsata</i>	AGGTAGCATA	ATAAATTGTC	TTTTAATTGA	AGAATTGAAT	GAACGAATTA
<i>Eufriesea flaviventris</i>	ATGTAGCATA	ATCAATTGCC	TCTTAGTTGA	AGAATGGAAAT	GAAAGAATTT
<i>Melipona compressipes</i>	AGGTAGCATA	ATCAATTGGT	TTTTAAATGA	AATCTGGAAT	GAAAGGATTA
<i>Bombus terrestris</i>	AGGTAGCATA	ATCAATTGTT	TTTTAATTAA	AAACTGGAAT	GAAAGAGTTA
<i>Euglossa imperialis 1</i>	AGGTAGCATA	ATCAATTGTC	TTTTAATTAA	AGAATGGAAAT	GAAAGAATTA
<i>Euglossa imperialis 2</i>	AGGTAGCATA	ATCAATTGTC	TTTTAATTAA	AGAATGGAAAT	GAAAGAATTA
<i>Euglossa championi</i>	AGGTAGCATA	ATCAATTGTC	TTTTAATTGA	AGAATGGAAAT	GAAAGAAT--
<i>Euglossa bidentata</i>	AGGTAGCATA	ATCAATTGTC	TTTTAATTGA	AGAATGGAAAT	GAAAGAATTA
<i>Euglossa intersecta 1</i>	-----	-----	-----ATTGA	AGGATAGAAAT	GAAAGAATTA
<i>Euglossa intersecta 2</i>	-GGTAGCATA	ATCAATTGTC	TTTTAATTGA	AGGATAGAAAT	GAAAGAATTA
<i>Eulaema cingulata</i>	AGGTAGCATA	ATAAATTGCC	TTTTAATTGG	AGAATANAAT	GAAAGAATTA
<i>Eulaema bombiformis</i>	AGGTAGCATA	ATAAATTGTC	TTTTAATTGA	AGAATAGAAAT	GAAAGAATTA
<i>Eulaema meriana</i>	AGGTAGCATA	ATAAATTGTC	TTTTAATTGG	AGAATGGAAAT	GAAAGAATTA
<i>Eulaema polyzona</i>	AGGTAGCATA	ATAAATTGTC	TTTTAATTGA	AGAATAGAAAT	GAAAGAATTA
<i>Eulaema peruviana</i>	AGGTAGCATA	ATCAATTGTC	TTTTAATTGA	AGAATGGAAAT	GAAAGATTTA
<i>Eulaema speciosa</i>	AGGTAGCATA	ATAAATTGTC	TTTTAATTGA	AGAATGGAAAT	GAAAGAATCA
<i>Eulaema mocsaryi</i>	AGGTAGCATA	ATAAATTGTC	TTTTAATTGA	AGAATGGAAAT	GAAAGAATTA
<i>Eulaema polychroma</i>	AGGTAGCATA	ATAAATTGTC	TTTTAATTGA	AGAATGGAAAT	GAAAGAATTA
<i>Aglae caerulea</i>	AGGTAGCATA	ATAAATTGTC	TTTTAATTAA	AGAATGGAAAT	GAAAGAATTA
<i>Eufriesea xantha</i>	AGGTAGCATA	ATCAATTGTC	TTTTAATTGA	AGAATGGAAAT	GAAAGAATTA
<i>Eufriesea caerulescens</i>	AGGTAGCATA	ATTAATTGTC	TTTTAATTGA	AGAATGGAAAT	GAAAGAATTA
<i>Exaerete sp.</i>	AGGTARCATA	ATCAATTGTC	TTTTAATTGA	AGAATGGAAAT	GAAAGATTTA
<i>Exaerete smaragdina</i>	AGGTAGCATA	ATCAATTGTC	TTTTAATTGA	AGAATGGAAAT	GAAAGAATTA
	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	105	115	125	135	145
<i>Apis mellifera</i>	ACGCTGT---	---TATCCCT	AAGGTAATTT	ATTCTTTTAA	TT-ACAATTTT
<i>Melipona bicolor</i>	ATTAAATAAT	AATTCTCCCA	ATTAAAT---	ATAAATTTAA	ATTTTTTATT
<i>Centris inermis</i>	ATAAGATATN	TACCGTCT--	-----	-----TTTAA	AT-----NT
<i>Eulaema nigrita</i>	CGGAAATATA	TGTTGCCTAC	AATATATACT	ATAAA--TTAA	RRTTTGTGTT
<i>Apis dorsata</i>	ATGAAATAAT	AACTGTCTCT	GAATTATTAA	ATGAATTTAA	ATTTTTAGTT
<i>Eufriesea flaviventris</i>	ATGAAATATA	TACTGTTTCT	AATACATCAA	RTGAATTTAA	ATGTTTAGTT

Melipona compressipes	ATGAAATATA	TTCTGTCTCA	TATATATTTT	ATGAATTTAA	AATTTTAATA
Bombus terrestris	ATGAGATATA	CACTGTCTCA	TATATATTAA	ATTAATTTAA	ATTTTtagTT
Euglossa imperialis 1	ATGAAATATA	TACTGTCTCA	ATTATAAAAA	GTTAATTTAA	ATTTTtagTA
Euglossa imperialis 2	ATGAAATATA	TACTGTCTCA	ATTATAAAAA	GTTAATTTAA	ATTTTtagTA
Euglossa championi	-----ATA	TGCTGTTTCA	RTTAAAAATTA	AGTAATTGAA	ATTTTtagTT
Euglossa bidentata	ATGAAATATA	TACTGTCTCA	ATTATAAATA	ATTAATTTAA	CTTTTtagTT
Euglossa intersecta 1	ATGAAATATA	TACTGTCTCA	ATTATAATTA	ATTAATTTAA	ATTTTtagTT
Euglossa intersecta 2	ATGAAATATA	TACTGTCTCA	ATTATAATTA	ATTAATTTAA	ATTTTtagTT
Eulaema cingulata	TTGAATTATA	AACGGTCYCT	ATTATATTTA	ATAAAATTAA	ATTTTtagTT
Eulaema bombiformis	ATGAAATATA	AACGTCTCT	ATTATATTAA	ATAAAATTAA	ATTTTtagTT
Eulaema meriana	ATGAAATATA	AACGTCTCT	ATTATATAAA	ATAAAATTAA	ATTTTtagTT
Eulaema polyzona	ATGAAATATA	TTCTGTCTCT	AATATANTAA	ATAAATTTAA	ATTTTtagTT
Eulaema peruviana	ATGAGATATA	TACTGTCTCT	GATATATTTA	ATAAAATTAA	ATTTTAAgTT
Eulaema speciosa	ATGAAATATA	TACTGTCTCT	AATATATTAT	AATAATTTAA	ATTTTAAgTT
Eulaema mocsaryi	ATGAAATATA	AACGTCTCT	ATTATATTTA	ATAAAATTAA	ATTTTtagTT
Eulaema polychroma	ATGAAATATA	AACGTCTCT	AATGTATATA	ATAAAATTAA	ATTTTtagTT
Aglae caerulea	ATGAAATATA	TACTGTCTCT	ATTATATATT	ATGAAATTAA	ATTTTtagTT
Eufriesea xantha	ATGAAATATA	TACTGTCTCA	AATATATATT	ATGAAATTAA	ATTTTtagGT
Eufriesea caerulescens	ATGAAATATA	AACGTCTCT	TATATATATA	ATGAAATTAA	ATTTTtagTT
Exaerete sp.	ATGAAATATA	TATTGTCTCT	AGTATAAAAA	ATGAA--TTAA	ATTTTtagTA
Exaerete smaragdina	ATGAAATATA	TACTGTCTCT	AATATAAAAA	ATGAATTTAA	ATTTTtagTT

.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
155	165	175	185	195

Apis mellifera	ATAATTCAAA	AATTATCTTA	TCAAA--ATT	AAATCTTATA	AAGTTT---A
Melipona bicolor	AAAAATTTTAA	AATAAAATTA	TGAGACAATA	AGACTTTTATA	AAATTTTATA
Centris inermis	AAAATGCTAA	AATTTTGTTA	TGGGATAATA	AGGCTCTATA	GAATTTTATA
Eulaema nigrita	AAAATACATT	AATAAAATTA	CGGGACGGCA	ATACCCCTTA	GAATTTTGTA
Apis dorsata	AAAATTCATA	AATTTAATTA	TGGGACGATA	AGACCCCTTA	GAATTTTATA
Eufriesea flaviventris	GAAATGCTAA	AATTTGAATTA	CGGGACAATA	AGACTCCTCA	GAATTTTCAT-
Melipona compressipes	AAAATGTTAA	AATTTTTTTA	TGGGACGATA	AGACCCCTTA	GAATTTTAT-
Bombus terrestris	AAAATGCTAA	AATTAATTTA	TGGGACGATA	AGACCCCTTA	GAATTTTAT-
Euglossa imperialis 1	AAAATGCTAA	ATTTAAATTA	TGGGACGATA	AGACCCCTTA	GAATTTTATA
Euglossa imperialis 2	AAAATGCTAA	ATTTAAATTA	TGGGACGATA	AGACCCCTTA	GAATTTTATA
Euglossa championi	AAAATGCTAA	AATTTAAATTA	TGGGACGATA	AGACCCCTTA	GAATTTCTATA
Euglossa bidentata	AAAATGCTGA	AATTTAAATTA	TGGGACGATA	AGACCCCTTA	GAATTTTATA
Euglossa intersecta 1	AAAATGCTAA	ATTTTAATTA	TGGGACGATA	AGACCCCTTA	GAATTTTATA
Euglossa intersecta 2	AAAATGCTAA	ATTTTAATTA	TGGGACGATA	AGACCCCTTA	GAATTTTATA
Eulaema cingulata	AAAATGCTAA	AATTTAAATTA	TGGGACAATA	AGACCCCTTA	AAATTTTATA
Eulaema bombiformis	AAAATGCTAA	AATTTAAATTA	TGGGACGATA	AGACCCCTTA	GAATTTAATA
Eulaema meriana	AAAATGCTAA	AATAATATTA	TGGGACGATA	AGACCCCTTA	GAATTTTATA
Eulaema polyzona	AAAATGCTAA	AATTTAAATTA	TGGGACGATA	AGACCCCTTA	GAATTTTCTA
Eulaema peruviana	AAAATGCTAA	AATTTGAATTA	TGGGACGATA	AGACCCCTTA	GAATTTTATA
Eulaema speciosa	AAAATGCTAA	AATTTAAATTA	TGGGACGATA	AGACCCCTTA	GAATTTTATA
Eulaema mocsaryi	AAAATGCTAA	AATTTAAATTA	TGGGACGATA	AGACCCCTTA	GAATTTTATA
Eulaema polychroma	AAAATGCTAA	AATTTAATTTA	TGGGACGATA	AGACCCCTTA	GAATTTTATA
Aglae caerulea	AAAATGCTAA	AATTTAATTA	TGGGACGATA	AGACCCCTTA	GAATTTTAT-
Eufriesea xantha	AAAATGCTAA	AATTTAAATTA	TGGGACAATA	AGACCCCTTA	GAATTTTAT-
Eufriesea caerulescens	AAAATGCTAA	AATTTGAATTA	TGGGACAATA	AGACCCCTTA	GAATTTTAT-
Exaerete sp.	AAAATGCTGA	AATTTAAATTA	TGGGACGGTA	AGACCCCTGA	GAATTTTAT-
Exaerete smaragdina	AAAATGCTAA	AATTTAAATTA	TGGGACGATA	AGACCCCTTA	GAATTTTATA

.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
205	215	225	235	245

Apis mellifera	TTTACCAATT	CCCAATCAAA	TTTAATCTTA	-----A	TATTATTAAA
Melipona bicolor	TATATATATA	TTATTACTAA	TTTAATCATT	ATAATAAAAA	TATAATATAA
Centris inermis	TTANTGAGAT	NTTGACATA	TATAATCATT	TNACAAATAA	CTTAGTTAGG
Eulaema nigrita	TTCATTAAATC	AAAACCTGTC	TTA-ATTTTT	AATTGTGTAA	TTTGATTGAC
Apis dorsata	TATTTTATTT	TAAATAATTA	TTAATTTGTA	AATAAGATGA	TTTGATTGGG
Eufriesea flaviventris	---ATTAATT	TTTGTTTAAA	TTTATTTATT	CTACAATAG	TTTATTTGGG
Melipona compressipes	-----	AAATTTTATT	TGTAATTAAT	ATAAATTTAA	TTTAATTTGGG
Bombus terrestris	-----AATT	TTAATTATAA	TTTATTTATT	G----ATAAA	TTTGTGGG
Euglossa imperialis 1	TTTATT--TA	TAAATAATTA	TTATTTTATA	TAAATAAAAA	TTTAATTTGGG
Euglossa imperialis 2	TTTATT--TA	TAAATAATTA	TTATTTTATA	TAAATAAAAA	TTTAATTTGGG
Euglossa championi	TTTAATAGTT	TAACATAATTA	TTTAATTAAT	ATTATTAATA	TTTAATTTGGG
Euglossa bidentata	TTTAATAATT	TAATTAATTG	TTTAATTACT	ATTATTAATA	TTTAATTTGGG
Euglossa intersecta 1	ATTTTATAAT	AAATTAGTTA	TTTAATTAAT	ATTATAAAAA	TTTAATTTGGG
Euglossa intersecta 2	ATTTTATAAT	AAATTAGTTA	TTTAATTAAT	ATTATAAAAA	TTTAATTTGGG
Eulaema cingulata	TTAATAAA-T	GGGAATACAA	TTTTATTTTT	ATTTTATTAA	TTTTATTTGGG
Eulaema bombiformis	TTATAAAATT	TAATTAATTT	TTTAATTTTA	AAAAT----A	TTTAATTTGGG
Eulaema meriana	ATAATATTTT	TGATTTAATT	TTTTATTATT	AAAA-----A	TTTGATTGGG

Eulaema polyzona	TTGTAAAT-	TAAAAATTTA	ATGATTTTTT	AATTTATTAC	TTTAATTGGG
Eulaema peruviana	TTAATAAAT-	--AATAATA	TTTTGTTTTT	ATTTTATTAA	TTTGATTGGG
Eulaema speciosa	TTAATAAAT-	--AATAATA	TTTTATTTTT	ATTTTATTAA	TTTAATTGGG
Eulaema mocsaryi	TTAATAAAAT	TCAATAAAAT	TTT-ATTTTT	ATTTTATTAA	TTTTATTGGG
Eulaema polychroma	TTAATAAAAT	TAAATAAAAT	TT--ATTTTT	ATTTTATTGA	TTTAATTGGG
Aglae caerulea	--TTTAAATA	TAATTGTAGT	TTTTATTAAAT	ATAATTATAA	TTTAATTGGG
Eufriesea xantha	---ATTAATT	TTTAAATATT	TTTTCTTATT	TAAAGATTAA	TTTAATTGGG
Eufriesea caerulescens	---ATTAATT	TTTAAAAAAT	ATTTATTTTT	AAATTATTAA	TTTAATTGGG
Exaerete sp.	-TAATA--TT	AATATTATTA	TTTAATTTTT	AAAATATTAA	TTTGATTGGG
Exaerete smaragdina	ATAATA--TA	AATATTATTT	TTTAATTTTT	AAAATAATAA	TTTAATTGGG

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	255	265	275	285	295
Apis mellifera	ATTATAAATA	AATTTAATTA	AATTAAATTA	GGGCCTT-AT	CGTCCCATAA
Melipona bicolor	ATAACTTATA	AATTTAATAA	AATAAAATCA	AAATTTTAAAT	TTAAAAATAA
Centris inermis	AAGACACGGA	AGTTTAATAA	ACTATTATGT	ATACTACGAC	TATAGAATGA
Eulaema nigrita	ATGATTAATA	AATTTATTTA	ACTACAGTGA	AAACTCCGAT	TGAAGAAAAT
Apis dorsata	AGGATTGATA	AATTAATTAA	ACTATATTT-	-AATTTTGAT	TTAAAGATAG
Eufriesea flaviventris	AGGATTAATG	AGTTTAATTG	ACTAAAAT-A	AATCGTCGAT	GTACGAAAAA
Melipona compressipes	AGAATTATTA	AATTTAATAA	ATTTTA---T	AAACTTTGAT	TTAAGAAAAT
Bombus terrestris	AGGATAGGTA	AATTTATTTA	ACTTAAATAT	TAACTTTAAAT	TAAAGAATAT
Euglossa imperialis 1	AGGATTTATA	AATTTAATAA	ACTATAATTT	AAACTTTGAT	TTAAGAAAAT
Euglossa imperialis 2	AGGATTTATA	AATTTAATAA	ACTATAATTT	AAACTTTGAT	TTAAGAAAAT
Euglossa championi	AGGATTTATA	AATTTAATAA	ACTATTAT-T	AAACTTTGAT	TTAAGAATAT
Euglossa bidentata	AGGATTTATA	AATTTTATAA	ATTATTAT-T	AAACTTTGAT	TTAAGAATAT
Euglossa intersecta 1	AGGATTTATA	AATTTAATAA	ACTTAATTTA	AAACTTTGAT	TTAAGAAAAT
Euglossa intersecta 2	AGGATTTATA	AATTTAATAA	ACTTAATTTA	AAACTTTGAT	TTAAGAAAAT
Eulaema cingulata	AAGATTATAA	AATTAATTTA	ACTAAAATAA	AAACTTTGAT	TTACGAAANT
Eulaema bombiformis	AGGATTAATA	AATTTATTTA	ACTATAATTT	AAACTTTGAT	ATAAGAAAAT
Eulaema meriana	AGGATTAATA	AATTTAATTA	ACTATAATTT	AAACTTTGAT	TTAAGAAACT
Eulaema polyzona	AGGATTAATA	AATTTAATTA	ACTAAAATTA	TAACTTTGAT	TTAAGAAAAT
Eulaema peruviana	ATGATTAATA	AATTTAATTA	ACTAAATTTT	AAACTTTGAT	TTAAGAAAAT
Eulaema speciosa	ATGATTAATA	AATTTGATTA	ACTAAATTTT	AAACTTTGAT	TTAAGAAAAT
Eulaema mocsaryi	AAGATTAATA	AATTAATTTA	ACTAAAATAA	TAACTTTGAT	TTAAGAAAA-
Eulaema polychroma	ATGATTATTA	AATTTAATTA	ACTAAATTTA	AAACTTTGAT	TTAAGAAAAT
Aglae caerulea	AGGATTAATA	AATTTAAATA	ACTTAA---A	AAACTTTGAT	TTAAGAAATA
Eufriesea xantha	AGGATTAATA	AATTTAATAT	ACTTAA---A	AAACCTTGAT	TTAAGAAAAT
Eufriesea caerulescens	AGGATAAATA	AATTTAATTA	ACTTTAATTT	AAACTTTGAT	TTAAGAAAAA
Exaerete sp.	AGGAGTAATA	AATTTAATGA	ACTATTATTT	AAACTTTAAT	TTAAG-AAAT
Exaerete smaragdina	AGGATTAATA	AATTTAATAA	ACTATTATTT	AAACTTTAAT	TTAAG-AAAT

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	305	315	325	335	345
Apis mellifera	TTTTTAG---	AATTTTAACT	AAAAATTTAA	ATTCAATTTA-	--GACAGCAT
Melipona bicolor	TATTAATAA	TATTTTAATA	AATAAAATTA	ATTTATTTAA	AAAAAACCTA
Centris inermis	AA--GAATTA	TNTTTTAATT	ATTAGAATAA	TNTTACCTAC	GCAACAGCGT
Eulaema nigrita	TATCATAAAA	AAGATTGATT	AATAAGTTAT	ATTACCTTAG	GGGAGAGCGT
Apis dorsata	ATTTGAATTA	ATTTATAATT	AATAGAGTAA	ATTACCTTAG	GGAACAGCGT
Eufriesea flaviventris	CTTCTTTTATA	AGAAATTAATA	AAAAAAATAA	GTTACCGTAG	GAAACAGCCT
Melipona compressipes	T-TTGATCTT	ATTTAAAAAT	ATTAGAATAA	ATTACCTTAG	GGAACAGCGT
Bombus terrestris	ATTTGATCTT	AGTAAAAATG	AAAAGAGTAA	ATTACCTTAG	GGAACAGCGT
Euglossa imperialis 1	TTTTGATATA	AATATTAATT	AAAAAAAAAA	ATTACCTTAG	GGAACAGCGT
Euglossa imperialis 2	TTTTGATATA	AATATTAATT	AAAAAAAAAA	ATTACCTTAG	GGAACAGCGT
Euglossa championi	CTTTGATATA	AACATTAATT	AAAAAAATAA	ATTACCTTAC	AGAATAGCGT
Euglossa bidentata	ATTTGATATA	AATATTAATT	AAAAAAATAA	ATTACCTTAG	GGAACAGCGT
Euglossa intersecta 1	ATTTGATATA	AATAATAATA	AAAAAAATAA	ATTACCTTAG	GGAACAGCGT
Euglossa intersecta 2	ATTTGATATA	AATAATAATA	ATAAAATAA	ATTACCTTAG	GGAACAGCGT
Eulaema cingulata	TT--GATAGC	TATATTAATT	AATAAAATYAA	ATTACCTTAG	GGAACAGCGT
Eulaema bombiformis	TTTTGATAGA	AATATTAATT	AATAAAATTA	ATTACCTTAG	GGAACAGCGT
Eulaema meriana	TTTTGATAGA	AATATTAATT	AATAAAATTA	ATTACCTTAG	GGAACAGCGT
Eulaema polyzona	TATTGATATA	TATATTAATA	AATAAAATAA	ATTACCTTAG	GGAACAGCGT
Eulaema peruviana	TTTTGATGTA	AATAATAATT	AATAAAATAA	ATTACCTTAG	GGAACAGCGT
Eulaema speciosa	TTTTGATAAA	TATATGATT	AATAAAATAA	ATTACCTTAG	GGAACAGCGT
Eulaema mocsaryi	TTTTGATAAA	TATATTAATT	AATAAAATTA	ATTACCTTAG	GGAACAGCGT
Eulaema polychroma	T-TTGATAAA	AATATTTATT	A-TAGATTAA	ATTACCTTAG	GGAACAGCGT
Aglae caerulea	TATTGATATA	ATTATTAATT	ATAAGAATAA	ATTACCTTAG	GGAACAGCGT
Eufriesea xantha	TTTTGATATA	AATATTAATA	AAAAAAATTA	ATTACCTTAG	GGAACAGCGT
Eufriesea caerulescens	TTTTGATATA	AATATTAATA	ATAAAATAA	ATTACCTTAG	GGAACAGCGT
Exaerete sp.	TTTTGATATA	ATTATTAA-G	ATAAGAATAA	ATTACCTTAG	GGAACAGCGT
Exaerete smaragdina	TTTTGATATA	ATTATTAA-A	ATTAGAATAA	ATTACCTTAG	GGAACAGCGT

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	355	365	375	385	395
Apis mellifera	TA-ATTCTTT	CATACAATTC	TTCAATTAAA	AACCTTTGTA	--CAGTCAAC
Melipona bicolor	AATATATATT	TAATTTCTTT	ATTCAACAAA	AACCTTGATA	TTACATTACT
Centris inermis	AATATCTTTT	GGAAGGACAT	ATTCATAAAT	AATGTCGATG	TTGAATTAAG
Eulaema nigrita	AATATCTCTT	CATCGTACAT	ATTAATGAAG	GACCTCGACG	TTGAATTACA
Apis dorsata	AATATCTTTT	GATAGACCAT	ATAGATAAAG	AACCTCGATG	TTGAATTAAG
Eufriesea flaviventris	AATATCTTTT	CGAAGTTCAT	ATTAATAAAG	AACCTCGTTG	TCGAATTAAG
Melipona compressipes	TATATTTTTT	TATAGATCTT	ATAGAAAAAA	AACCTCGATG	TTGAATTAAG
Bombus terrestris	AATATCTTTT	TAAAGATCTT	ATTGAAAAAG	AACCTCGATG	TTGAATTAAG
Euglossa imperialis 1	AATATCTTTT	TAAAGTACAA	ATTAATAAAG	AACCTCGATG	TTGAATTAAG
Euglossa imperialis 2	AATATCTTTT	TAAAGTACAA	ATTAATAAAG	AACCTCGATG	TTGAATTAAG
Euglossa championi	AATATCTTTT	TAGAGAACAA	ATTAATAAAG	AACCTCGATG	TTGAAGTAAG
Euglossa bidentata	AATATAATGT	TAAAGAACAA	ATTAATAAAG	AACCTCGATG	TTGAATTAAT
Euglossa intersecta 1	AATATCTTTT	TAGAGTTCAA	ATTAATAAAG	AACCTCGATG	TTGAATTAAG
Euglossa intersecta 2	AATATCTTTT	TAGAGTTCAA	ATTAATAAAG	AACCTCGATG	TTGAATTAAG
Eulaema cingulata	AATATCTTTT	ATTAGATCTT	ATTAATAAAG	GACCTCGATG	TTGAATTAAG
Eulaema bombiformis	AATATCTTTT	ATTAGTTCAA	ATTGATAAAG	AACCTCGATG	TTGAATTAAG
Eulaema meriana	AATATCTTTT	ATTAGCACTT	ATTGATAAAG	AACCTCGATG	TTGAATTAAG
Eulaema polyzona	AATATCTTTT	ATTAGAACCT	ATTAATAAAG	AACCTCGATG	TTGAATTAAG
Eulaema peruviana	AATATCTTTT	ATAAGAACCT	ATTAATAAAG	AACCTCGATG	TTGAATTAAG
Eulaema speciosa	AATATCTTTT	ATAAGAACAT	ATTAATAAAG	AACCTCGATG	TTGAATTAAG
Eulaema mocsaryi	AATATCTTTT	ATAAGATCAT	ATTAATAAAG	AACCTCGATG	TTGAATTAAG
Eulaema polychroma	AATATCTTTT	ATGAGATCAT	ATTAATAAAG	AACCTCGATG	TTGAATTAAG
Aglae caerulea	AATATTTTTT	AAAAGATCAT	ATTAATAAAA	AACCTCGATG	TTGAGTTAAG
Eufriesea xantha	AATATCTTTT	TAAAGTTTCT	ATTAATAAAG	AACCTCGATG	TTGAATTAAG
Eufriesea caerulescens	AATATCTTTT	TAAAGTTTCT	ATTAATAAAG	AACCTCGATG	TTGAATTAAG
Exaerete sp.	AATATCTTTT	TAGAGTTTCT	ATTAATAAAG	AACCTCGATG	TTGAATTAAG
Exaerete smaragdina	AATATCTTTT	TAGAGTTTCT	ATTAATAAAG	AACCTCGATG	TTGAATTAAG

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	405	415	425	435	445
Apis mellifera	AT-----	ACTGCAGCTA	TTTAAAAAGAG	CAGATTGACC	---TAAAAATT
Melipona bicolor	TTAAACTATA	AATAAAAAATA	TTTAAAAAAG	TTTATTAAAT	ACACAAATAT
Centris inermis	ATATATGTTA	ATGCGAGGAG	TTTAAATAAG	TTTG-----	-----
Eulaema nigrita	ATAAAATTTA	AGTGGAGATA	TTTAATAAAT	CCTGTTCAAC	TTTTAAAAATC
Apis dorsata	ATTTAAATTA	AACGCAGAAG	TTTAAATGAG	TCTG-----	-----
Eufriesea flaviventris	ATAAATTTTA	AATGGAGGAA	TTTAAAAAAG	TCTATTAGAC	TTTTAAAAATC
Melipona compressipes	ATAAATTTTA	AATGCGAGGAG	TTTAATAAAG	TCTG-----	-----
Bombus terrestris	ATAAATTTTA	AATGAAGAAA	TTTAATAAAG	TCTG-----	-----
Euglossa imperialis 1	ATAAATTTTA	AATGTAGAAA	TTTAAAAAAG	TCTG-----	-----
Euglossa imperialis 2	ATAAATTTTA	AATGTAGAAA	TTTAAAAAAG	TCTG-----	-----
Euglossa championi	ATAAATTTTA	AATGTAGAAA	TTTAAAAAAG	TCTGATCGAC	TTATAAAATC
Euglossa bidentata	ATAAATTTTA	AATGTAGAAA	TTTAAAAAAG	TCTCTTCGAT	TTTTAAAGTC
Euglossa intersecta 1	ATAAATTTTA	GGTGTAGAAA	TTTAAAAAAG	TCTGTTCGAC	TTTTAAATC
Euglossa intersecta 2	ATAAATTTTA	GGTGTAGAAA	TTTAAAAAAG	TCTGTTCGAC	TTTTAAATC
Eulaema cingulata	ATAAATTTTA	AATGAAGAAA	TTTAAAAAAG	TCTGYTCGAC	TTTTAAATC
Eulaema bombiformis	ATAAATTTTA	AATGAAGAAA	TTTAATTAAG	TCTGTTCGAC	TTTTAAATC
Eulaema meriana	ATAAATTTTA	AATGAAGAAA	TTTAATTAAG	TCTGTTCGAC	TTTTAAATC
Eulaema polyzona	ATAAATTTTA	AATGAAGAAA	TTTAATTAAG	TCTGTTCGAC	TTTTAAATC
Eulaema peruviana	ATAAATTTTA	AATGTAGAAA	TTTAAAAAAG	TCTGTTCGAC	TTTTAAATC
Eulaema speciosa	ATAAATTTTA	AATGAAGAAA	TTTAATAAAG	TCTGTTCGAC	TTTTAAATC
Eulaema mocsaryi	ATAAATTTTA	AATGAAGAAA	TTTAATAAAG	TCTGTTCGAC	TTTTAAATC
Eulaema polychroma	ATAAATTTTA	AATGAAGAAA	TTTAATAAAG	TCTGTTCGAC	TTTTAAATC
Aglae caerulea	ATAAATTTTA	AATGGAGAAA	TTTAAAAAAG	TCTGTTCGAC	TTTTAAATC
Eufriesea xantha	ATAAATTTTA	AATGGAGAAA	TTTAATGAAG	TCTGTTCGAC	TTTTAAATC
Eufriesea caerulescens	ATAAATTTTG	AATGAAGAAA	TTTAAAAAAG	TCTG-----	-----
Exaerete sp.	ATAAATTTCA	AATGAAGAAA	TTCAAGTAAG	TCTGTTCGAC	TTTTGAAATC
Exaerete smaragdina	ATAAATTTTA	AATGAAGAAA	TTTAAGTAAG	TCTGTTCGAC	TTTTAAATC

	.... ....	.... ..
	455	465
Apis mellifera	ATAATCAA--	-CAGGAC
Melipona bicolor	ATATATATTT	TAAAATA
Centris inermis	-----	-----
Eulaema nigrita	TAACATGATT	TGACTTG
Apis dorsata	-----	-----
Eufriesea flaviventris	TTGCATGGAT	TGAGTTC
Melipona compressipes	-----	-----
Bombus terrestris	-----	-----
Euglossa imperialis 1	-----	-----

Euglossa imperialis 2	-----	-----
Euglossa championi	TTACATGATT	TGAGTTC
Euglossa bidentata	TTACATTATT	TGAGTTC
Euglossa intersecta 1	TTACATGATT	TGAGTTC
Euglossa intersecta 2	TTACATGATT	TGAGTTC
Eulaema cingulata	-----	-----
Eulaema bombiformis	TTACATGATT	TGAGTTC
Eulaema meriana	TTACATGATT	TGAGTTC
Eulaema polyzona	ATACATGATT	TGAGTTC
Eulaema peruviana	TTACATGATT	GGACTTG
Eulaema speciosa	TTACATGATT	TGAGTTC
Eulaema mocsaryi	TTACATGATT	TGAGTTC
Eulaema polychroma	TTACATGATT	TGAGTTC
Aglae caerulea	TTACATGATT	TGAGTTC
Eufriesea xantha	TTACATGATT	TGAGTTC
Eufriesea caerulescens	-----	-----
Exaerete sp.	TTACATGATT	TGAGTTC
Exaerete smaragdina	TTACATGATT	TGAGTTC

## Anexo 2. Partição COI: seqüências alinhadas (871 nucleotídeos) utilizadas para as análises.

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	5	15	25	35	45
Eulaema speciosa	AATTCCATTA	GTATTAAGTT	CACCAGATAT	ATCTTTTCCT	CATATAAATA
Centris tarsata	-----	-----GGAT	CACCTGATAT	AGCATTCCT	CGAATAAATA
Bombus terrestris	-----	-----	-----	-----	-----
Melipona bicolor	AGTTCCATTA	ATATTAGGAT	CACCTGATAT	AGCATTCCT	CGAATAAATA
Apis mellifera	TATTCCTTTA	ATACTAGGAT	CACCTGATAT	AGCATTCCT	CGAATAAATA
Apis dorsata	AATTCCTTTA	ATATTAGGAT	CACCAGATAT	AGCGTTTCCT	CGAATAAATA
Eulaema polyzona	AATTCCTTTT	AATATAAAAT	TCCCGGATAT	ATCTTTTCT	CGTATAAATA
Eulaema bombiformis	AGNTCCATTA	ATATTAGGTT	CTCCTGATAT	ATCTTTTCCT	CGTATAAATA
Eulaema meriana	AATTCCATTA	ATATTAGGAT	CTCCTGATAT	GTCTTTTCCT	CGAATAAATG
Eulaema peruviana	AATTCCTTTA	ATATTAGGTT	CACCTGATAT	ATCATTTTCCT	CGAATAAATA
Eulaema cingulata	AGTANCTTTA	ATATTAGGTT	CTCCAGATAT	ATCTTTTCCT	CGCATAAATA
Eulaema nigrita	AGTTCCCTTTA	ATATTAGGTT	CACCTGATAT	ATCTTTTCCT	CGAATGAATA
Eulaema polychroma	TAGTCCATTA	ATATTAGGTT	CACCTGATAT	ATCATTTTCCT	CGTATAAATA
Aglae caerulea	AATTCCATTA	ATATTAAGTT	CCCCAGATAT	ATCTTTTCCT	CGAATAAATA
Exaerete smaragdina	AATTCCATTA	ATATTAGGTT	CACCTGATAT	ATCATTTTCCT	CGAATAAATA
Exaerete sp.	AATTCCTTTA	ATATTAGGTT	CACCTGATAT	ATCATTTTCCT	CGAATAAATA
Eufriesea flaviventris	AATTCCATTA	ATATTGGGTG	CTCCAGATAT	ATCTTTTCCT	CGAATAAATA
Eufriesea xantha	AATTCCTTTA	ATATTARGTT	CTCCAGATAT	ATCTTTTCCT	CGAATGAATA
Euglossa imperialis	AATCCCTTTA	ATATTAAGAT	CTCCTGATAT	ACCATTTTCCT	CGTATAAATA
Euglossa intersecta 1	AATTCCTTTA	ATATTAGGAT	CTCCTGACAT	ATCATTTTCCT	CGAATGAATA
Euglossa intersecta 2	AATTCCTTTA	ATATTAGGAT	CTCCTGACAT	ATCATTTTCCT	CGAATGAATA
	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	55	65	75	85	95
Eulaema speciosa	ATATTAGATT	TCGATTAGTA	CCTCCTTCTT	TAATATTAAT	AATAATAAGA
Centris tarsata	ATATTAGATT	TTGATTATTG	CCAATATCTT	TAATTAATTT	ATTAATAAGA
Bombus terrestris	-----	-----	-----	-----	-----
Melipona bicolor	ATATTAGATT	TTGATTATTA	CCACCATCAT	TAATATTATT	ATTATTAAGA
Apis mellifera	ATATTAGATT	TTGATTACTT	CCTCCCTCAT	TATTTATACT	TTTATTAAGA
Apis dorsata	ATATTAGATT	TTGATTACTA	CCTCCRTCAC	TTTAAATATT	ACTATTAAGA
Eulaema polyzona	ATATTAGATT	TTGATTATTA	CCTCCTTCCT	TAATATNATT	AATAATAAGA
Eulaema bombiformis	ATATTAGATT	TGGATTATTA	CCACCTTCTT	TAATATTATT	AATAATAAGA
Eulaema meriana	ATATTAGATT	TTGATTATTA	CCTCCTTCTT	TAATATTATT	ATTAATAAGA
Eulaema peruviana	ATATTAGATT	TTGATTACTG	CCTCCTTCTT	TAATATTAAT	AATAATAAGA
Eulaema cingulata	ATATTAGATT	TTGATTATTA	CCTCCTTCTT	TATTATTATT	AATAATAAGA
Eulaema nigrita	ATATTAGATT	TTGATTATTA	CCTCCTTCTT	TATTATTATT	AATAATAAGA
Eulaema polychroma	ATATTAGATT	TTGATTATTA	CCTCCATCTT	TAATATTAAT	AATAATAAGA
Aglae caerulea	ATATTAGATT	TTGATTATTA	CCTCCTTCTT	TAATTTTATT	ATTATTAAGT
Exaerete smaragdina	ATATTAGTTT	TTGATTATTA	CCTCCTTCTT	TATTAATATT	ATTAATTAGA
Exaerete sp.	ATATTAGTTT	TTGATTATTA	CCTCCTTCTT	TATTAATATT	ATTAATTAGA
Eufriesea flaviventris	ATATTAGATT	TTGATTATTA	CCTCCTTCAT	TATTATTATT	ATTAAC TAGT
Eufriesea xantha	ATATTAGATT	TTGATTATTA	CCTCCTTCAT	TATTATTATT	ATTAATTAGA
Euglossa imperialis	ATATTAGTTT	TTGATTATCA	CCTCCTTCTT	TATTATTATT	AATAATTAGA
Euglossa intersecta 1	ATATTAGATT	TTGATTATTA	CCTCCTTCAT	TATTATTATT	ATTAATTAGA
Euglossa intersecta 2	ATATTAGATT	TTGATTATTA	CCTCCTTCAT	TATTATTATT	ATTAATTAGA
	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	105	115	125	135	145
Eulaema speciosa	AGAAATATATA	ATTCTTCACG	AGGAAC TTGT	TGTACACTTT	ATCCATCATT
Centris tarsata	AATTTATTTT	CATTGACAAC	AGGAACAGGA	TGAAGTGT	ATCCTCCTTT
Bombus terrestris	-----	-----	-----	-----	-----
Melipona bicolor	AATATATTTT	TCCCAAATTC	TGGAACAGGA	TGAACAGTTT	ATCCTCCATT
Apis mellifera	AATTTATTTT	ACCCAAGCCC	AGGAAC TGGA	TGAACAGTAT	ATCCACCATT
Apis dorsata	AATATATAT	ATCCAAGACC	AGGRACAGGA	TGAACAGTTT	ATCCTCCCCT
Eulaema polyzona	AGGATATTAA	ATTTTTCATC	AGGAGCAGGA	TGGACAATTT	ATCCTCCTTT
Eulaema bombiformis	ACTATAATAA	ATTTTTCACC	AGGGACTGGG	TGAACAATTC	ATCCTCCATT
Eulaema meriana	AGAAYGTTTA	AATTTTTCATC	TGGGACTGGA	TGAAGTGT	ATCCTCCTTT
Eulaema peruviana	AGATTATTAA	ATTTTTCATC	AGGTACAGGA	TGAACAATTT	ATCCTCCTTT
Eulaema cingulata	AGAAATGTTTA	ATTTTTCATC	GGGAACAGGA	TGAACAATTT	ATCCACCTTT
Eulaema nigrita	AGATTATTTA	ATTTTTCATC	CGGCACAGGA	TGAACAATTT	ATCCTCCTTT
Eulaema polychroma	AGAAATATTTA	ATTTTTCATC	TGGAACAGGA	TGAACAGTTT	ATCCTCCTTT
Aglae caerulea	AGGATGTTTT	ANTTTACATC	AGGAACAGGA	TGAACAATTT	ATCCTCCTTT
Exaerete smaragdina	GGAATTTTTA	ATTTTACAAC	AGGAAC TGGA	TGAACAGTTT	ATCCTCCTTT
Exaerete sp.	GGAATTTTTA	ATTTTACAAC	AGGAAC TGGA	TGAACAGTTT	ATCCTCCTTT
Eufriesea flaviventris	AGAAATTTTTA	ATTTTACATC	AGGTACAGGT	TGAACAATTT	ATCCTCCATT
Eufriesea xantha	AGAAATTTTTA	ATTTTACATC	AGGAAC TGGT	TGAACAGTAT	ATCCTCCATT

Euglossa imperialis	AGAATYYTTA	ATTTTACATC	TGGAAGCTGA	TGAACAGTTT	ATCCTCCTTT
Euglossa intersecta 1	AGAATTTTTA	ATTTTACTTC	TGGAAGCTGA	TGAACAGTTT	ATCCTCCTTT
Euglossa intersecta 2	AGAATTTTTA	ATTTTACTTC	TGGAAGCTGA	TGAACAGTTT	ATCCTCCTTT

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	155	165	175	185	195
Eulaema speciosa	ATCAAAATTCT	ATATTTTCATT	CTTCTCCTTC	AGTAGATTTT	GCAATCTTTT
Centris tarsata	ATCATTAAGA	TTATATCAT	ATTCTCCTAC	TGTTGATTTT	ACTATTTTTT
Bombus terrestris	-----	-----	-----	-----	-----
Melipona bicolor	ATCATTATAT	TTATATCATT	CATCTCCTTC	AGTTGATTTT	ACAATTTTTT
Apis mellifera	ATCAGCATAT	TTATATCATT	CTTCACCTTC	AGTAGATTTT	GCAATTTTTT
Apis dorsata	ATCTGAATAT	ATATATCATT	CTTCACCTTC	AGTTGATTTT	GCAATTTTTT
Eulaema polyzona	ATCTAATTAT	ATATTTTCATT	CTTCTCATC	AGTAGATTTT	ACAATTTCTT
Eulaema bombiformis	ATCGAATTAT	ATATTTTCATT	CTTCTCCGTC	TGTAGATTCT	ACAATTTTTT
Eulaema meriana	ATCTAATTAT	ATATTTTCATT	CTTCTCCATC	AGTTGATTTT	ACAATTTTTT
Eulaema peruviana	ATCAAATTAT	ATATTTTCATT	CATCTCCGTC	AGTAGATTTT	ACTATTTTTT
Eulaema cingulata	ATCAAGATAT	ATATTTTCATT	CATCTCCTTC	TGTTGATTTT	ACAATTTTTT
Eulaema nigrata	ATCAAATTAT	ATTTTTTCATT	CTTCTCCATC	TGTAGATTTT	ACTATTTTTT
Eulaema polychroma	ATCAAATTAT	ATATTTTCATT	CTTCTCCATC	TGTAGATTTT	ACAATTTTTT
Aglae caerulea	ATCAAATTAT	ATATTTTCATT	CATCTCCTTC	AGTTGATTTT	ACTATTTTTT
Exaerete smaragdina	ATCAAATTAT	ATATTTTCATT	CATCACCTTC	AGTAGATTTT	ACCATTTTTT
Exaerete sp.	ATCAAATTAT	ATATTTTCATT	CATCACCTTC	AGTAGATTTT	ACCATTTTTT
Eufriesea flaviventris	ATCTAATTAT	ATATTTTCATT	CTTCACCTTC	AGTTGATTTT	ACAATTTTTT
Eufriesea xantha	ATCAAATTAT	ATATTTTCATT	CTTCTCCTTC	AGTTGATTTT	ACAATTTTTT
Euglossa imperialis	ATCTAATTAT	ATATTTTCATT	CTTCTCCTTC	TGTAGATTTT	ACAATTTTTT
Euglossa intersecta 1	ATCTAATAAT	ATATTTTCATT	CTTCACCTTC	TGTGGATTTT	ACAATTTTTT
Euglossa intersecta 2	ATCTAATTAT	ATATTTTCATT	CTTCACCTTC	TGTGGATTTT	ACAATTTTTT

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	205	215	225	235	245
Eulaema speciosa	CTTTGCATTT	ATCACGAATT	TCATCACTTT	CAGGTTTCATT	AAATTCATYA
Centris tarsata	CTTTACATAT	TTCTGGAATT	TCTTCAATTA	TTGGATCAAT	AAATTTTATA
Bombus terrestris	-----	-----	-----	-----	-----
Melipona bicolor	CAATTCATAT	AACTGGAATT	TCATCAATTC	TTGGATCATT	AAATTTTATT
Apis mellifera	CTCTTCATAT	ATCAGGAATT	TCCTCAATTA	TAGGATCATT	AACTTAATA
Apis dorsata	CACCTTCATAT	ATCAGGAATT	TCTTCAATTA	TAGGATCATT	AAATTTAATA
Eulaema polyzona	CTTTACATTT	GTCAGGAATT	TCCTCACATT	TAGGTTCTTT	AAATTTAATA
Eulaema bombiformis	CTTTANNTAT	ATCCGGAATT	TCATCTCTTA	CAGGTTCTTT	AAATTTAATA
Eulaema meriana	CTTTACATAT	ATCAGGAATT	TCCTCACTTT	TAGGTTCAAT	AAATTTAATA
Eulaema peruviana	CTTTACATTT	ATCAGGAATT	TCATCACTTT	TGGGTTTCATT	AAATTTAATA
Eulaema cingulata	CTTTGCATTT	ATCTGGAATT	TCTTCATTAT	TAGGTTTCATT	AAATTTAATA
Eulaema nigrata	CTTTACATTT	ATCAGGAATT	TCATCTTTAT	TAGGTTCTTT	AAATTTAATA
Eulaema polychroma	CTTTACATTT	ATCTGGTATT	TCATCATTAT	TAGGTTCTTT	AAATTTAATA
Aglae caerulea	CTTTACATAT	ATCAGGTATT	TCATCTCTTT	TAGGTTCTAT	AAATATAATA
Exaerete smaragdina	CTTTACATAT	ATCAGGAATT	TCTTCTTTAT	TAGGTTCAAT	AAATTTAATA
Exaerete sp.	CTTTACATAT	ATCAGGAATT	TCTTCTTTAT	TAGGTTCAAT	AAATTTAATA
Eufriesea flaviventris	CATTACATAT	ATCAGGTATT	TCTTCTCTTT	TAGGAGCTAT	AAATTTAATA
Eufriesea xantha	CATTACATAT	ATCAGGTATT	TCATCTCTTA	TAGGTTCAAT	AAATTTAATA
Euglossa imperialis	CTTTACATAT	ATCAGGAATT	TCTTCTCTTT	TAGGAGCAAT	AAATTTAATA
Euglossa intersecta 1	CTTTACATAT	ATCAGGAATT	TCTTCTCTTT	TAGGAGCTAT	AAATTTAATA
Euglossa intersecta 2	CTTTACATAT	ATCAGGAATT	TCTTCTCTTT	TAGGAGCTAT	AAATTTAATA

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	255	265	275	285	295
Eulaema speciosa	TCAATAATTA	TATCAATAAA	ACAATTTTGG	ATAGACTTGA	GAGAAGTATC
Centris tarsata	ACTACAATTA	TAATAATGAA	AAATATTTCT	ATTAAATTTG	ATCAAGTTTC
Bombus terrestris	-----ATTT	TATTAATAAA	AAATTTTTC	TAAATTTATG	ATCAAATTAA
Melipona bicolor	GTAACAATTT	TTATAATAAA	AAATTTTTC	TAAATTTATG	ATCAAATTAA
Apis mellifera	GTTACAATTA	TAATAATAAA	AAATTTTCT	ATAAATTTATG	ATCAAATTTT
Apis dorsata	GTTACAATCA	TAATAATAAA	AAATTTTTC	TAAATTTATG	ATCAAATTTT
Eulaema polyzona	ACAACGATTA	TTTCAATAAA	AAATTTTGT	TTAGATTTAG	ATGAAGTACC
Eulaema bombiformis	ACGACAATTA	TATTAATAAA	AAATTTTGT	TTAGATTTAG	AAAAAATACC
Eulaema meriana	ACAACAATTA	TATTAATAAA	AAATTTATAG	TTAGATTTAG	AAAAAATACC
Eulaema peruviana	ACAACAATTA	TATTAATAAA	AAATTTTAGT	TTAGATTTAG	CTATAATACC
Eulaema cingulata	ACTACAATTA	TATTAATAAA	AAATTTTGT	TAAATTTTAA	GTAAAAATACC
Eulaema nigrata	ACTACAATCA	TATTAATAAA	AAATTTTGT	TTGAATTTAG	ATAAAATACC
Eulaema polychroma	ACTACAATTA	TATTAATAAA	GAATTTTGT	TTGGATTTAA	ATAAAATACC
Aglae caerulea	ACAACATTA	TATTAATAAA	AAATTTTAGT	TTAGATTTAG	ATAAAATACC
Exaerete smaragdina	ACTACTATTA	TATTAATAAA	AAATTTTGT	TTAGATTTAG	ATAAAATATC
Exaerete sp.	ACTACTATTA	TATTAATAAA	AAATTTTGT	TTAGATTTAG	ATAAAATATC
Eufriesea flaviventris	ACTACTATTA	TATTAATAAA	AAATTTTGT	TTAGATTTAG	ATAAAATACC

Eufriesea xantha	ACTACTATTA	TATTAATAAA	AAATTTTGT	TTAGATTTAG	ATAAAAATACC
Euglossa imperialis	ACTCCAATTA	TATTAATAAA	AAATTTTAGT	TTAGATTTAA	ATAAAAATACC
Euglossa intersecta 1	ACAACAATTA	TATTAATAAA	AAATTTTAGT	TTAGATTTAG	ATAAAAATACC
Euglossa intersecta 2	ACAACAATTA	TATTAATAAA	AAATTTTAGT	TTAGATTTAG	ATAAAAATACC

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	305	315	325	335	345
Eulaema speciosa	CTTCTTTCCT	TCATCGGTAT	TTATTGCTAT	AATTTTGCTA	TGATTACCTT
Centris tarsata	TTTATTTCCCT	TGATCAGTTT	TTATTACTGC	TTTATTATTA	TTACTATCTT
Bombus terrestris	TTTATTTTCA	TGATCAGTAT	GTATTACAGT	AATTTTATTA	ATTCTATCTT
Melipona bicolor	TTTATTTTCA	TGATCAATTT	CTATTACTGT	AATTTTATTA	ATTTTATCAT
Apis mellifera	ATTATTTCCA	TGATCAGTTT	TCATTACAGC	AATTTTATTA	ATTATATCAT
Apis dorsata	TTTATTTCCA	TGATCAGTAT	TTATTACCGC	TATCTTATTA	ATTATATCAT
Eulaema polyzona	TTTATTTCCCT	TGATCTGCAT	TTATTACTAT	AATTTTATTA	TTATTATCTT
Eulaema bombiformis	ATTATTTTCT	TGATCTGTCT	ATATTACAAT	AATTTTATTA	TTATTATCTT
Eulaema meriana	TTTATTTCCCT	CGATCTGTGT	ATATTACAAT	AATTTTATTA	TNATTATCTC
Eulaema peruviana	TTTATTTCCCT	TGATCTATTT	ATATTACTAT	AATTTTATTA	TTATTATCTT
Eulaema cingulata	TTTATTTCCCT	TGATCAGTAT	TTATTACAAT	AATTTTATTA	TTGTTATCTT
Eulaema nigrata	TTTATTTCCCT	TGATCTGTAT	TTATTACTAT	AATTTTATTG	TTATTATCTT
Eulaema polychroma	TTTATTTCCCT	TGATCAGTAT	TTATTACTAT	AATTTTATTA	TTATTATCTT
Aglae caerulea	TTTATTTCCA	TGATCAATTT	TTATTACTAT	AATTTTATTA	TTATTATCTT
Exaerete smaragdina	TTTATTTCCCT	TGATCTGTGT	TTATTACAAT	AATTTTATTA	TTATTATCTT
Exaerete sp.	TTTATTTCCCT	TGATCTGTTT	TTATTACAAT	AATTTTATTA	TTATTATCTT
Eufriesea flaviventris	TTTATTTCCCT	TGATCAGTAT	TTATTACAAT	AATTTTATTA	TTATTATCTT
Eufriesea xantha	TTTATTTCCCT	TGATCAGTAT	TTATTACAAT	AATTTTATTA	TTATTATCTT
Euglossa imperialis	TTTATTTCCCT	TGATCTGTAT	TTATTACTAT	AATTTTATTA	TTATTATCTT
Euglossa intersecta 1	TTTATTTCCCT	TGATCTGTAT	TTATTACAAT	AATTTTATTA	TTATTATCTT
Euglossa intersecta 2	TTTATTTCCCT	TGATCTGTAT	TTATTACAAT	AATTTTATTA	TTATTATCTT

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	355	365	375	385	395
Eulaema speciosa	TACCTCTATT	AGCAGGTGCG	ACTACGATAT	TATTGTTTGA	CAGAAATTGT
Centris tarsata	TACCACTTTT	AGCTGGTGCA	ATTACAATAT	TATTATTTGA	TCGAAATATA
Bombus terrestris	TACCACTATT	AGCCGGTGCA	ATTACTATAT	TATTATTTGA	TCGAAATTTT
Melipona bicolor	TACCTGTATT	AGCAGGAGCA	ATTACTATAT	TATTATTTGA	TCGAAATTTT
Apis mellifera	TACCTGTATT	AGCTGGAGCA	ATTACTATAC	TATTATTTGA	TCGAAATTTT
Apis dorsata	TACCACTTTT	AGCTGGAGCT	ATTACTATAC	TATTATTTGA	TCGAAATTTT
Eulaema polyzona	TACCACTATT	AGCTGGTGCT	ATTACTATAT	TATTATTTGA	TCGAAATTTT
Eulaema bombiformis	TGCCTGTATT	AGCAGGGGCT	ATTACTATAT	TATTATTTGA	TCGAAATTTT
Eulaema meriana	TACCACTATT	AGCAGGGGCT	ATGACTATAT	TATTATTTGA	TCGAAATTTT
Eulaema peruviana	TACCACTATT	AGCAGGTGCT	ATTACTATAT	TGTTATTTGA	TCGAAATTTT
Eulaema cingulata	TACCTGTATT	AGCAGGTGCT	ATTACTATAT	TATTATTTGA	TCGAAATTTT
Eulaema nigrata	TACCTGTATT	AGCTGGTGCT	ATTACTATAT	TATTATTTGA	TCGAAATTTT
Eulaema polychroma	TACCACTTTT	AGCTGGTGCA	ATTACTATAT	TATTATTTGA	TCGAAATTTT
Aglae caerulea	TACCTGTATT	AGCAGGTGCA	ATTACTATAT	TATTATTTGA	TCGAAATTTT
Exaerete smaragdina	TGCCTGTATT	AGCTGGTGCA	ATTACAATAT	TATTATTTGA	TCGAAATTTT
Exaerete sp.	TGCCTGTATT	AGCTGGTGCA	ATTACAATAT	TATTATTTGA	TCGAAATTTT
Eufriesea flaviventris	TACCACTTTT	AGCTGGAGCT	ATTACTATAT	TATTATTTGA	TCGAAATTTT
Eufriesea xantha	TACCACTATT	AGCTGGAGCA	ATTACTATAT	TATTATTTGA	TCGAAATTTT
Euglossa imperialis	TACCTGTATT	AGCTGGTGCT	ATTACTATAT	TATTATTTGA	TCGAAATTTT
Euglossa intersecta 1	TACCACTATT	AGCTGGTGCT	ATTACTATAT	TATTATTTGA	TCGAAATTTT
Euglossa intersecta 2	TACCACTATT	AGCTGGTGCT	ATTACTATAT	TATTATTTGA	TCGAAATTTT

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	405	415	425	435	445
Eulaema speciosa	AATTCTT---	-----ATCC	AATTAGAGGT	GGAGATTCGG	TTTTATATCA
Centris tarsata	AATACATCAT	TTTTTGATCC	TATAGGAGGA	GGTGATCCAA	TTCTTTATCA
Bombus terrestris	AATACTTCAT	TTTTTGACCC	AATAGGAGGA	GGAGACCCAA	TCCTTTATCA
Melipona bicolor	AATACATCAT	TTTTTGATCC	AATAGGAGGA	GGAGATCCAA	TTTTATATCA
Apis mellifera	AATACATCAT	TTTTTCGATCC	TATAGGAGGT	GGAGATCCAA	TTTTATATCA
Apis dorsata	AATACTTCAT	TTTTTGATCC	AATAGGAGGT	GGAGATCCAA	TTTTATATCA
Eulaema polyzona	AATACATCAT	TTTTNGATCC	TATAGGTGCA	GGAGATCCAG	TATTATATCA
Eulaema bombiformis	AATACAGCTT	TTTTTGATTC	AATAGGAGGA	GGTGATCCTG	TATTATATCA
Eulaema meriana	AATACATCTT	TTTTTGACCC	AATAGGAGGG	GGTGATCCTG	TATTATATCA
Eulaema peruviana	AATACTTCAT	TTTTTGATCC	TATAGGAGGA	GGTGATCCTG	TTTTATATCA
Eulaema cingulata	AATACTTCTT	TTTTTGATCC	TTTAGGTGGA	GGTGATCCAG	TTTTATATCA
Eulaema nigrata	AATACTTCAT	TTTTTGATCC	AATAGGAGGC	GGAGATCCTG	TATTATATCA
Eulaema polychroma	AATACTTCTT	TCTTTGATCC	TATGGGAGGA	GGTGATCCTG	TTTTATATCA
Aglae caerulea	AATACTTCTT	TTTTTGATCC	TATAGGTGGA	GGAGATCCCTA	TTTTATATCA
Exaerete smaragdina	AATACTTCTT	TTTTTGATCC	TATCGGAGGA	GGAGATCCAA	TTTTATATCA
Exaerete sp.	AATACTTCTT	TTTTTGATCC	TATCGGAGGA	GGAGATCCAA	TTTTATATCA



Eufriesea flaviventris	AATACTTCTT	TTTTTGATCC	AATAGGAGGT	GGTGATCCTG	TATTATATCA
Eufriesea xantha	AATACTTCTT	TTTTTGATCC	AATAGGAGGA	GAGGATCCAG	TATTATATCA
Euglossa imperialis	AATACTTCTT	TTTTTGATCC	AGTAGGAGGA	GGAGATCCTG	TATTATATCA
Euglossa intersecta 1	AATACTTCAT	TTTTTGATCC	TATAGGAGGT	GGAGATCCTG	TTTTATATCA
Euglossa intersecta 2	AATACTTCAT	TTTTTGATCC	TATAGGAGGT	GGGGATCCTG	TTTTATATCA

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	455	465	475	485	495
Eulaema speciosa	ACATTTATAT	TNACTTTTTG	GGCATCCAGA	AGCTTGTATT	TCCATTTTAC
Centris tarsata	ACATTTATTT	TGATTTTTTG	GACATCCTGA	AGTTTATATT	TTAATTTTAC
Bombus terrestris	ACATTTATTT	TGATTTTTTG	GCCACCCAGA	AGTATATATT	TTAATTTTAC
Melipona bicolor	ACATCTATTT	TGATTTTTTG	GACATCCTGA	AGTTTATATT	TTAATTTTAC
Apis mellifera	ACATTTATTT	TGATTTTTTG	GTCATCCAGA	AGTTTATATT	TTAATTTTAC
Apis dorsata	ACATTTATTT	TGATTTTTTG	GACACCCAGA	AGTATACATT	TTAATTTTAC
Eulaema polyzona	ACATTTGTTC	TGATTTTTTG	GGCATCCAGA	AGTTTATATT	TTAATTTTAC
Eulaema bombiformis	AAATTTATTT	TGATTTTTTG	GACATCCTGA	AGTTTATATT	TTAGTTTTAC
Eulaema meriana	ACATTTATTT	TGAGATTTTTG	GGCATCCTGA	GAAGTATATT	TTAATTTTAC
Eulaema peruviana	ACATTTATTT	TGATTTTTTG	GACATCCTGA	AGTTTATATT	TTAATTTTAC
Eulaema cingulata	ACATTTATTT	TGATTTTTTG	GTCATCCAGA	AGTTTATATT	TTAATTTTAC
Eulaema nigrata	ACATTTATTT	TGATTTTTTG	GTCATCCAGA	AGTTTATATT	TTAATTTTAC
Eulaema polychroma	ACATTTATTT	TGATTTTTTG	GTCATCCAGA	AGTTTATATT	TTAATTTTAC
Aglae caerulea	ACATTTATTT	TGATTTTTTG	GTCATCCAGA	AGTTTATATT	TTAATTTTAC
Exaerete smaragdina	ACATTTATTT	TGATTTTTTG	GTCATCCAGA	AGTTTATATT	TTAATTTTAC
Exaerete sp.	ACATTTATTT	TGATTTTTTG	GTCATCCAGA	AGTTTATATT	TTAATTTTAC
Eufriesea flaviventris	ACATTTATTT	TGATTTTTTG	GTCATCCAGA	AGTTTATATT	TTAATTTTAC
Eufriesea xantha	ACATTTATTT	TGATTTTTTG	GTCATCCTGA	AGTTTATATT	TTAATTTTAC
Euglossa imperialis	ACATTTATTT	TGATTTTTTG	GTCATCCAGA	AGTTTATATT	TTAATTTTAC
Euglossa intersecta 1	ACATTTATTT	TGATTTTTTG	GACATCCAGA	AGTTTATATT	TTAATTTTAC
Euglossa intersecta 2	ACATTTATTT	TGATTTTTTG	GACATCCAGA	AGTTTATATT	TTAATTTTAC

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	505	515	525	535	545
Eulaema speciosa	CGGGTCTCTG	TTTAATTTCT	AAAATTATTA	TACACGAACG	TGGAGAAAAA
Centris tarsata	CGGG-----	-----	-----	-----	-----
Bombus terrestris	CAGGATTTGG	ATTAATCTCT	CAAATTATTA	TAAATGAAAG	AGGTAAAAAA
Melipona bicolor	CAGGATTTGG	ATTAATTTCT	CAAATTATTA	TAAATGAAAG	AGGAAAAAAA
Apis mellifera	CTGGATTTGG	ATTAATCTCT	CATATTGTAA	TAAATGAAAG	AGGAAAAAAA
Apis dorsata	CAGGATTTGG	ATTAATCTCT	CAAATTGTAA	TAAATGAAAG	AGGAAAAAAA
Eulaema polyzona	CAGGTTTGG	ATTAGTTTCT	CAAATTATTA	TAAATGAAAG	TGGTAAGAAA
Eulaema bombiformis	CGGGATTTGG	ATTAATTTCT	CAAATTATTA	TAAATGAGAG	AGGGAAAAAA
Eulaema meriana	CAGGATTTGG	TTTAATTTCT	CAGATTATTA	TAAATGAAAG	AGGGAAAAAA
Eulaema peruviana	CAGGTTTGG	TTTAATTTCT	CAAGTTATTA	TAAATGAAAG	AGGTAAAAAA
Eulaema cingulata	CTGGTTTGG	TTTAATTTCA	CAAATTATTA	TAAATGAAAG	AGGTAAAAAA
Eulaema nigrata	CTGGTTTGG	ATTAATTTCA	CAAATTATTA	TAAATGAAAG	AGGAAAAAAA
Eulaema polychroma	CTGGATTTGG	TTTAATTTCT	CAAATTATTA	TAAATGAAAG	AGGTAAAAAA
Aglae caerulea	CTGGATTTGG	TTTAATTTCT	CAAATTATTA	TAAATGAAAG	TGGAAAAAAA
Exaerete smaragdina	CTGGTTTGG	ATTAATTTCT	CAAATTATTA	TAAATGAAAG	AGGAAAAAAG
Exaerete sp.	CTGGTTTGG	ATTAATTTCT	CAAATTATTA	TAAATGAAAG	AGGAAAAAAG
Eufriesea flaviventris	CTGGATTTGG	ATTAATTTCA	CAAATTATTA	TAAATGAAAG	TGGTAAAAATA
Eufriesea xantha	CTGGTTTGG	ATTAATTTCT	CAAATTATTA	TAAATGAAAG	TGGTAAAAAA
Euglossa imperialis	CTGGTTTGG	ATTAATTTCA	CAAATTATTA	TAAATGAAAG	AGGTAAAAAA
Euglossa intersecta 1	CTGGTTTGG	TTTAATTTCA	CAAATTATTA	TAAATGAAAG	GGGTAAAAAA
Euglossa intersecta 2	CTGGTTTGG	TTTAATTTCA	CAAATTATTA	TAAATGAAAG	GGGTAAAAAA

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	555	565	575	585	595
Eulaema speciosa	GAAGAAGCTG	GAAATTTGGG	AGTAATTTGT	GCAGTGTGAG	GAATTTGCTT
Centris tarsata	-----	-----	-----	-----	-----
Bombus terrestris	GAAACCTTTG	GAAATTTAAG	AATAATTTAT	GCTATATTAG	GAATTGGATT
Melipona bicolor	GAAATTTTGG	GTAATTTAAG	AATAATTTAT	GCAATATTAG	GAATTGGATT
Apis mellifera	GAAATTTTGG	GTAATCTAGG	AATAATTTAT	GCAATATTAG	GAATTGGATT
Apis dorsata	GAAATTTTGG	GAAATTTAGG	AATAATTTAT	GCTATACTAG	GTATTGGATT
Eulaema polyzona	GAAATATTTG	AAAATTTAGG	AATAATTTAT	GCAATGTTAG	GAATTGGTTT
Eulaema bombiformis	GATGTATTTG	GAAATTTAGG	AATAATTTT	GCTATATTAG	GTATTGGGTT
Eulaema meriana	GAAGTATTTG	GTAATTTAGG	AATAATTTT	GCAATATTAG	GAATTGGATT
Eulaema peruviana	GAAGTATTTG	GTAATTTAGG	TATAATTTT	GCAATATTAG	GAATTGGGTT
Eulaema cingulata	GAAGTATTTG	GTAATTTAGG	AATAATTTAT	GCAATATTAG	GAATTGGATT
Eulaema nigrata	GAAGTATTTG	GTAATTTAGG	TATAATTTAT	GCAATATTAG	GAATTGGTTT
Eulaema polychroma	GAAGTATCTG	GTAATTTAGG	AATAATTTAT	GCAATAATAG	GAATTGGTTT
Aglae caerulea	GAAGTATTTG	GTAATTTAGG	AATAATTTAT	GCTATATTAG	GTATTGGTTT
Exaerete smaragdina	GAAGTATTTG	GTAATTTAGG	TATAATTTAT	GCAATATTAG	GAATTGGTTT

Exaerete sp.	GAAGTATTTG	GTAATTTAGG	TATAATTTAT	GCAATATTAG	GAATTGGTTT
Eufriesea flaviventris	GAAATTTTTG	GTAATTTAGG	AATAATTTAT	GCAATATTAG	GAATTGGATT
Eufriesea xantha	GAAATTTTTG	GTAATTTAGG	TATAATTTAT	GCAATATTAG	GAATTGGTTT
Euglossa imperialis	GAAGTATTTG	GTAATTTAGG	AATAATTTAT	GCAATATTAG	GTATTGGGTT
Euglossa intersecta 1	GAAGTATTTG	GTAATTTAGG	TATAATTTAT	GCAATATTAG	GTATTGGATT
Euglossa intersecta 2	GAAGTATTTG	GTAATTTAGG	TATAATTTAT	GCAATATTAG	GTATTGGATT

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	605	615	625	635	645
Eulaema speciosa	TTNAAGATTT	ATTGTGTGAG	CTCATCATAT	ATTTGCCATT	GGATTAAATG
Centris tarsata	-----	-----	-----	-----	-----
Bombus terrestris	TTTAGGTTTT	ATTGTTTGAG	CTCATCATAT	ATTTACTGTA	GGATTAGATG
Melipona bicolor	TTTAGGATTT	ATTGTATGAG	CCCATCATAT	ATTTACAGTA	GGATTAGATA
Apis mellifera	CCTAGGTTTC	ATTGTTTGAG	CACATCACAT	ATTTACAGTT	GGATTAGATG
Apis dorsata	TTTAGGATTT	ATTGTTTGAG	CACATCATAT	ATTTACTGTT	GGATTAGATG
Eulaema polyzona	TTTAGGATTT	ATTGTATGAA	CTCATCATAT	ATTTACAATT	GGATTAGATG
Eulaema bombiformis	TTTAGGATTT	ATTGTTTGAG	CGCATCATAT	ATTTACAATT	GGATTAGATG
Eulaema meriana	TTTAGGATTT	ATTGTATGAG	CTCATCATAT	ATTTACAATT	GGATTAGATG
Eulaema peruviana	TTTAGGATTT	GTTGTTTGAG	CTCATCATAT	ATTTACTATT	GGATTAGATG
Eulaema cingulata	TTTAGGGTTT	ATTGTATGAG	CTCATCATAT	ATTTACTATT	GGATTAGATG
Eulaema nigrita	TTTAGGATTT	ATTGTTTGAG	CTCATCATAT	ATTTAGTATT	GGATTAGATG
Eulaema polychroma	TTTAGGATTT	ATTGTTTGAG	CTCATCATAT	ATTTACTATT	GGATTAGATG
Aglae caerulea	TTTAGGTTTT	ATTGTTTGAG	CTCATCATAT	ATTTACTGTT	GGATTAGATG
Exaerete smaragdina	TTTAGGATTT	ATTGTTTGAG	CTCATCATAT	ATTTACTATT	GGATTAGATG
Exaerete sp.	TTTAGGATTT	ATTGTTTGAG	CTCATCATAT	ATTTACTATT	GGATTAGATG
Eufriesea flaviventris	TTTAGGTTTT	ATTGTTTGAG	CTCATCATAT	ATTTACAATT	GGTTTAGATG
Eufriesea xantha	TTTAGGATTT	ATTGTTTGAG	CTCATCATAT	ATTTACAATT	GGTTTAGATG
Euglossa imperialis	TTTAGGATTT	ATTGTTTGAG	CACATCATAT	ATTTACAATT	GGATTAGATG
Euglossa intersecta 1	TTTAGGATTT	ATTGTTTGAG	CTCATCATAT	ATTTACAATT	GGTTTAGATG
Euglossa intersecta 2	TTTAGGATTT	ATTGTTTGAG	CTCATCATAT	ATTTACAATT	GGTTTAGATG

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	655	665	675	685	695
Eulaema speciosa	ATGACACACG	AGCTTATTTT	ACCCAGATA	CAACAACCAT	TGCTGTACCA
Centris tarsata	-----	-----	-----	-----	-----
Bombus terrestris	TTGATACACG	AGCATATTTT	ACATCAGCTA	CAATAATTAT	TGCCGTACCT
Melipona bicolor	TTGATACACG	AGCATATTTT	ACATCAGCAA	CAATAATTAT	TGCAATTCCCT
Apis mellifera	TTGATACTCG	AGCATATTTT	ACTTCAGCAA	CAATAATTAT	TGCTGTACCA
Apis dorsata	TTGATACACG	AGCATATTTT	ACTTCAGCAA	CAATAATTAT	TGCTGTTCCA
Eulaema polyzona	TTGATACTCG	AGCTTATTTT	ACATCAGCTA	CAATAATTAT	TGCTGTATCA
Eulaema bombiformis	TTGATACTCG	AGCTTATTTT	ACTTCAGCTA	CAATAATTAT	TGCTGTTCCCT
Eulaema meriana	TTGATACTCG	AGCTTATTTT	ACATCAGCAA	CTATAATTAT	TGCTGTTCCCT
Eulaema peruviana	TAGATACTCG	AGCTTATTTT	ACATCAGCTA	CAATAATTAT	TGCTGTTCCA
Eulaema cingulata	TTGATACTCG	AGCTTATTTT	ACATCAGCTA	CCATAATTAT	TGCTGTTCCA
Eulaema nigrita	TTGATACTCG	AGCTTATTTT	ACATCAGCTA	CAATAATTAT	TGCTGTACCA
Eulaema polychroma	TTGATACACG	AGCTTATTTT	ACATCAGCTA	CAATAATTAT	TGCTGTTCCCT
Aglae caerulea	TTGATACTCG	AGCTTATTTT	ACTTCAGCAA	CTATAATTAT	TGCTGTTCCCT
Exaerete smaragdina	TTGATACTCG	TGCTTATTTT	ACTTCTGCAA	CTATAGTTAT	TGCTGTTCCCT
Exaerete sp.	TTGATACTCG	TGCTTATTTT	ACTTCTGCAA	CTATAGTTAT	TGCTGTTCCCT
Eufriesea flaviventris	TTGATACACG	AGCTTATTTT	ACTTCTGCTA	CAATAATTAT	TGCTGTACCA
Eufriesea xantha	TTGATACACG	AGCTTATTTT	ACTTCTGCTA	CAATAATTAT	TGCTGTACCA
Euglossa imperialis	TTGATACACG	AGCTTATTTT	ACTTCAGCAA	CTATAATTAT	CGCTGTTCCA
Euglossa intersecta 1	TTGATACACG	AGCTTATTTT	ACTTCTGCAA	CTATAATTAT	TGCTGTTCCCT
Euglossa intersecta 2	TTGATACACG	AGCTTATTTT	ACTTCTGCAA	CTATAATTAT	TGCTGTTCCCT

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	705	715	725	735	745
Eulaema speciosa	TCGGGAATTA	ATGTTTTTCG	TTGATCATCA	ACTTATTATT	GTTCAAAAAT
Centris tarsata	-----	-----	-----	-----	-----
Bombus terrestris	ACAGGAATTA	AAGTTTTTAG	ATGATTAGCA	ACATATCATG	GTTCAAAAAT
Melipona bicolor	ACAGGAATTA	AAGTTTTTAG	ATGATTAGCA	ACATATCATG	GATCAAAAAT
Apis mellifera	ACAGGAATTA	AAGTTTTTAG	ATGATTAGCA	ACTTATCATG	GTTCAAAAAT
Apis dorsata	ACAGGTATTA	AAGTTTTTAG	ATGACTAGCA	ACTTATCATG	GTGCAAAAAT
Eulaema polyzona	ACTGGAATTG	AAGTTTTTAG	TTGATTATTA	ACTTATTATG	GTTCAAAAAT
Eulaema bombiformis	ACTGGAATTA	AGGTTTTTAG	TTANTATCT	ACTTATTATG	GATCAAAAAT
Eulaema meriana	ACTGGAATTA	AAGTTTTTAG	TTGATTAGCT	ACTTATTATG	GTTCAAAAAT
Eulaema peruviana	ACTGGAATTA	AAGTTTTTAG	TTGATTAGCA	ACTTATTATG	GTTCAAAAAT
Eulaema cingulata	ACTGGAATTA	AAGTTTTTAG	ATGATTATCA	ACTTATTATG	GTTCAAAAAT
Eulaema nigrita	ACTGGTATTA	AAGTTTTTAG	TTGATTATCA	ACTTATTATG	GTTCAAAAAT
Eulaema polychroma	ACTGGAATTA	AAGTTTTTAG	TTGATTATCA	ACTTATTATG	GTTCAAAAAT
Aglae caerulea	ACTGGAATTA	AAGTTTTTAG	ATGATTAGCA	ACTTATTATG	GTTCAAAAAT

Exaerete smaragdina	ACAGGAATTA	AAGTTTTTTAG	ATGATTAGCA	ACATATTATG	GATCAAAAAAT
Exaerete sp.	ACAGGAATTA	AAGTTTTTTAG	ATGATTAGCA	ACATATTATG	GATCAAAAAAT
Eufriesea flaviventris	ACAGGAATTA	AAGTTTTTTAG	ATGATTAGCT	ACTTATTATG	GTTCAAAAAAT
Eufriesea xantha	ACAGGAATTA	AAGTTTTTTAG	ATGATTAGCA	ACTTATTATG	GATCAAAAAAT
Euglossa imperialis	ACAGGTATTA	AAGTTTTTTAG	ATGATTGGCA	ACTTATTATG	GATCAAAAAAT
Euglossa intersecta 1	ACAGGTATTA	AGGTTTTTTAG	ATGATTAGCA	ACTTATTATG	GATCAAAAAAT
Euglossa intersecta 2	ACAGGTATTA	AGGTTTTTTAG	ATGATTAGCA	ACTTATTATG	GATCAAAAAAT

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	755	765	775	785	795
Eulaema speciosa	AATTATAAAT	AGGTCAATTA	TATGATCATT	AGGATTTTCC	TTATNGTTTA
Centris tarsata	-----	-----	-----	-----	-----
Bombus terrestris	AAATTTCAAT	ATTACAATTA	TCTGATCAAT	TGGATTTA--	-----
Melipona bicolor	AAATTTTAAT	ATTTCAATTA	TATGATCAAT	TGGATTTTATT	TTAATATTTA
Apis mellifera	AAAATTAAT	ATTTCAATTT	TATGATCACT	AGGTTTTTATT	ATACTATTTA
Apis dorsata	AAAATTAAT	ATTTCTGTTG	TATGATCATT	AGGATTTTATT	TTATTATTTA
Eulaema polyzona	AATTGGAAAT	AATTCAATTA	TGTGATCATT	AGGATTTTATT	TTATTATTTA
Eulaema bombiformis	AATTATAATT	AATTCAATTA	TTTGATCATT	TGGATTTTATT	TTATTATTTA
Eulaema meriana	TGTTATTAAT	AAATCAATTA	TTTGATCATT	AGGATTTTATT	TTATTATTTA
Eulaema peruviana	TATTATAAAT	AATTCAATTA	TATGATCGTT	AGGATTTTATT	TTATTATTTA
Eulaema cingulata	TATTTTAAAT	AATTCAATTT	TATGAACATT	AGGATTTTATT	TTATTATTTA
Eulaema nigrita	TATTTTAAAT	ATTTCAATTA	TATGAACATT	AGGATTCATT	TTATTATTTA
Eulaema polychroma	TATTTTAAAT	AATTCAATTA	TATGAACATT	AGGATTTTATT	TTATTATTTA
Aglae caerulea	AAAAATAAAT	AATTCTATTA	TATGATCTAT	AGGATTTTATT	TTATTATTTA
Exaerete smaragdina	ACAAATAAAT	AATTCTATTA	TATGATCTTT	AGGATTTTATT	ATATTATTTT
Exaerete sp.	ACAAATAAAT	AATTCTATTA	TATGATCTTT	AGGATTTTATT	ATATTATTTT
Eufriesea flaviventris	AATAATAAAT	AATTCAATTA	TATGATCATT	AGGATTTTATT	TTATTATTTA
Eufriesea xantha	AATTATTAAT	AATTCAATTA	TATGATCATT	AGGATTTTATT	TTATTATTTA
Euglossa imperialis	TAAAATAAAT	AATTCTATTR	TATGATCTTT	AGGTTTTTATT	TTATTATTTA
Euglossa intersecta 1	TAAAATAAAT	AATTCTATTA	TATGATCATT	AGGTTTTTATT	TTATTATTTA
Euglossa intersecta 2	TAAAATAAAT	AATTCTATTA	TATGATCATT	AGGTTTTTATT	TTATTATTTA

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	805	815	825	835	845
Eulaema speciosa	CTATTGGGGG	ATTAAC TGGA	ATTATATTGC	CTAATTTTTC	AAC TG--ATT
Centris tarsata	-----	-----	-----	-----	-----
Bombus terrestris	-----	-----	-----	-----	-----
Melipona bicolor	CAATTGGAGG	ATTAAC TGGA	ATTATATTAT	CAAATTCATC	AATTGATATT
Apis mellifera	CTATTGGTGG	ATTAACAGGA	ATTATATTAT	CAAATTCCTC	TATTGATATT
Apis dorsata	CAATTGGAGG	ATTAACAGGA	ATTATACTAT	CAAATTCCTC	AATTGATATT
Eulaema polyzona	CTATTGGTGG	ATTGGTGG--	-----AT	CTAATTCATC	AATTGATATT
Eulaema bombiformis	CTATTGGGGG	ATTAAC TGGA	ATTATATTAT	CAAATTCATC	AAATGATATT
Eulaema meriana	CTATTGGAGG	TTTAAC TGGA	ATTATATTAT	CAAATTCATC	AATTGATATT
Eulaema peruviana	CTATTGGAGG	TTTAAC TGGA	GTTATATTAT	CAAATTCATC	AATTGATATT
Eulaema cingulata	CTATTGGAGG	ATTAAC TGGT	ATTATACTTT	CAAATTCATC	AATTGATATT
Eulaema nigrita	CTRTTGGAGG	ATTAAC TGGR	ATTATATTAT	CTAATTCATC	AATTGATATT
Eulaema polychroma	CTATTGGTGG	ATTAAC TGGT	ATTATATTAT	CTAATTCATC	AATTGATATT
Aglae caerulea	CTATTGGTGG	ATTAAC TGGA	ATTATATTAT	CTAATTCATC	TATTGATATT
Exaerete smaragdina	CAATTGGAGG	ATTAACAGGA	ATTATATTAT	CAAATTCATC	TATTGATATT
Exaerete sp.	CAATTGGAGG	ATTAACAGGA	ATTATATTAT	CAAATTCATC	TATTGATATT
Eufriesea flaviventris	CAATTGGAGG	TTTAAC TGGT	ATTATATTAT	CTAATTCATC	AATTGATATT
Eufriesea xantha	CAATTGGAGG	ATTAAC TGGA	ATTATATTAT	CAAATTCATC	AATTGATATT
Euglossa imperialis	CAATTGGTGG	ATTAAC TGGT	ATTATATTAT	CAAATTCATC	TATTGATATT
Euglossa intersecta 1	CAATTGGAGG	TTTAAC TGGA	ATTATATTAT	CAAATTCATC	TATTGATATT
Euglossa intersecta 2	CAATTGGAGG	TTTAAC TGGA	ATTATATTAT	CAAATTCATC	TATTGATATT

	.... ....	.... ....	.
	855	865	
Eulaema speciosa	ATATTACGTG	ATACTTATTA	T
Centris tarsata	-----	-----	-
Bombus terrestris	-----	-----	-
Melipona bicolor	ATTTTACATG	ATAGATATTA	T
Apis mellifera	ATTCTTCATG	ATACATATTA	C
Apis dorsata	ATTCTTCATG	ATACATACTA	T
Eulaema polyzona	ATTTTACATG	ATACTTATTA	T
Eulaema bombiformis	ATTATACATG	ATACNGTTA	T
Eulaema meriana	ATTATACATG	ATACTTATTA	T
Eulaema peruviana	ATTATACATG	ATACTTATTA	T
Eulaema cingulata	ATTATACATG	ATACTTATTA	T
Eulaema nigrita	ATTATACATG	ATACTTATTA	T
Eulaema polychroma	ATTATACATG	ATACTTATTA	T

Aglae caerulea	ATTTTACATG	ATACTTATTA	T
Exaerete smaragdina	ATTTTACATG	ATACTTATTA	T
Exaerete sp.	ATTTTACATG	ATACTTATTA	T
Eufriesea flaviventris	ATTTTACATG	ATACTTATTA	T
Eufriesea xantha	ATTTTACATG	ATACTTATTA	T
Euglossa imperialis	ATTTTACATG	ATACTTATGA	T
Euglossa intersecta 1	ATTTTACATG	ATACTTATTA	T
Euglossa intersecta 2	ATTTTACATG	ATACTTATTA	T

### Anexo 3. Partição CytB: seqüências alinhadas (643 nucleotídeos) utilizadas para as análises.

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	5	15	25	35	45
Centris inermis	-----	-----	-----	-----	-----
Bombus pascuorum	-----	-----	-----	-----	-----
Euglossa gorgonensis	CCAAATATTG	AAATTGCATT	TATTAGAGTT	TCTCATATTA	TAAAAGATGT
Euglossa dodsoni	CCAAATATTG	AAATTGCATT	TATTAGAGTT	TCTCATATTA	TAAAAGANGT
Euglossa crassipunctata	-----	-----	-----	-CCCATATNA	TAAANGATGT
Euglossa bursigera	CCAAATATTG	AAATTGCATT	TTTAAGAATT	TCGCATATTA	TAAAAGATGT
Euglossa allosticta	CCAAATATTG	AAATTGCATT	TATAAGAATT	TCACATATTA	TAAAAGATGT
Euglossa decorata	CCAAATATTG	AAATTGCTTT	TATAAGAATT	TCTCATATTA	TAAAAGATGT
Euglossa imperialis 1	CCAAATATTG	AAAKTGCATT	TATAAGAATT	TCTCATATTA	TAAAAGATGT
Euglossa imperialis 2	-----	-----	-----	-----	-----
Euglossa flammea	CCAAATATTG	AAATTGCATT	TATAAGAATT	TCTCACATTA	TAAAAGATGT
Euglossa ignita	CCAAATATTG	AAATTGCATT	TATAAGAGTT	TCTCATATTA	TAAAAGATGT
Euglossa chalybeata	CCAAATATTG	AAATTGCATT	TATAAGAATT	TCTCATATTA	TAAAAGATGT
Euglossa asarophora	CCAAATATTG	AAATTGCATT	TATAAGAATT	TCACATATTA	TAAAAGATGT
Euglossa sapphirina	-----	-----	-----	-----	-----
Euglossa mixta	-----	-----	----ATAGAT	TCNCATATGA	TAAAAGANGT
Euglossa dissimula	CCAAATATTG	AAATTGCATT	TATAAGAATT	TCACATATTA	TAAAAGATSK
Euglossa hansonii	-----	-----	-----	-CTCAAANTA	TAAAANTNGT
Euglossa heterosticta	CCAAATATTG	AAATTGCATT	TATAAGAATT	TCTCATATTA	TAAAAGANGT
Euglossa tridentata	CAAAATATNG	AAATTGCATT	TATAAGAATT	TCTCATATTA	TAAAAGATGT
Euglossa cognata	CCAAATATTG	AAATNGCATT	TATAAGAATT	TCTCACATTA	TAAAAGANGY
Euglossa analis	CCAAATATTG	AAATTGCATT	TATAAGAATT	TCTCATATTA	TAAAAGATGT
Euglossa dressleri	TCAAATATTG	AAATTGCATT	TATTAGAGTT	TCTCATATTA	TAAAAGATGT
Euglossa maculilabris	CCAAATATTG	AAATTGCATT	TATAAGAATT	TCTCATATTA	TAAAAGATGT
Euglossa cybelia	TCAAATATTG	AAATTGCATT	TACTAGAATT	TCTCATATTA	TAAAAGATGT
Euglossa despecta	CCAAATATTG	AAATTGCATT	TATTAGAGTT	TCTCATATTA	TAAAAGATGT
Exaerete frontalis	CCAAATATTG	AAATTGCTTT	TCACAGAGTA	TCACATATTA	TAAAAGATGT
Exaerete smaragdina	---AATATTG	AAATTGCTTT	TTTTAGAGTA	TCACATATTA	TAAAAGATGT
Eulaema cingulata	CCAAATATTG	AAATTGCNTT	TAATAGAATT	TCATATATTA	TAAAAGATAT
Eulaema nigrita	CCAAATATTG	AAATTGCATT	TAATAGAATT	TCTTTTATTA	TAAAAGATAC
Eulaema speciosa	CCAAATATTG	AAATTGCATT	TAATAGAATT	TCATATATTA	TAAAAGATAT
Eulaema meriana	-----	-----	-----	-----	-----
Eufriesea schmidtiana	CCAAATATTG	AAATTGCATT	TTATAGAGTT	TCCTATATTA	TAAAAGATGT
Eufriesea ornata	---AATNATG	AAATTGCTTT	TCAAAGGATT	TCTTATATTA	TAAAAGATAT
Eulaema bombiformis	-----	-----	-----	-----	-----
Eufriesea rufocauda	CCAAATATTG	AAATTGCATT	TCAAAGAATT	TCTTATATTA	TAAAAGATAT
Eufriesea chrysopyga	CCAAATATTG	AAATTGCATT	TCAAAGAATT	TCTTATATTA	TAAAAGATAT
Eufriesea caerulescens	-----	-----	-----	-----	-----
Eufriesea venusta	CCAAATATTG	AAATTGCATT	TCAAAGAATT	TCACATATTA	TAAAAGATAT
Trigona hypogea	-----	-----	-----	-----	-----
Melipona quadrifasciata	-----	-----	-----	-----	-----
	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	55	65	75	85	95
Centris inermis	-----	-----	-----	-----	-----
Bombus pascuorum	-----	-----	-----	-----	-----
Euglossa gorgonensis	AAATAATGGA	TGAATAATAC	GKTTTTCTCA	TATAAATGGA	GCATCAATTT
Euglossa dodsoni	AAATAATGGA	TGAATAATAC	GTTTTTCTCA	TATAAATGGA	GCATCAATTT
Euglossa crassipunctata	TAATTCTGGG	TGATTAATTC	GATTAATTCA	CATAAATGGT	GCATCATTTT
Euglossa bursigera	AAATTCTGGT	TGATTAATTC	GATTAATTCA	TATAAATGGA	GCATCATTTT
Euglossa allosticta	AAATTCTGGA	TGATTTATAC	GATTAGTTCA	CATAAATGGT	GCATCATTTT
Euglossa decorata	AAATTCTGGT	TGGTTAATTC	GTTTAATTCA	TATAAATGGT	GCATCATTTT
Euglossa imperialis 1	TAATTCTGGT	TGATTAATTC	GATTAATTCA	TATAAATGGT	GCATCATTTT
Euglossa imperialis 2	-----	-----	-----	-----	-----ATTTT
Euglossa flammea	TAATTCTGGG	TGATTAATTC	GATTAATACA	TATAAATGGT	GCATCATTTT
Euglossa ignita	TAATTCTGGT	TGATTAATTC	GATTAATACA	CATAAATGGT	GCATCATTTT
Euglossa chalybeata	TAATTCTGGA	TGATTAATTC	GATTAATACA	TATAAATGGT	GCATCATTTT
Euglossa asarophora	AAATTCTGGA	TGATTAATTC	GATTAATTCA	CATAAATGGT	GCATCATTTT
Euglossa sapphirina	-----	-----	-----	-----	-----
Euglossa mixta	AAATTCTGGA	TGATTAATTC	GATTAATTCA	TATAAATGGA	GCATCTTTTT
Euglossa dissimula	AAATTCAGGA	TGATTAATTC	GATTAATTCA	TATAAATGGA	GCTTCATTTT
Euglossa hansonii	AAATTCTGGA	TGATTAATTC	GATTAATTCA	TATAAATGGA	GCATCATTTT
Euglossa heterosticta	AWATTCTGGA	TGATTAATTC	GATTAATTCA	TATAAATGGA	GCATCATTTT
Euglossa tridentata	AAATTCTGGA	TGATTAATTC	GATTAATTCA	TATAAATGGA	GCATCATTTT
Euglossa cognata	AAAYTCYGGA	TGATTAATTC	GATTAATTCA	TATAAATGGA	GCATCWTTTT
Euglossa analis	AAATTCTGGA	TGATTAATTC	GATTAATTCA	TATAAATGGA	GCATCATTTT

Euglossa dressleri	TAATTCTGGA	TGATTAATTC	GATTAATTCA	TATAAATGGA	GCATCATTTT
Euglossa maculilabris	TAATTCTGGA	TGATTAATTC	GTTTAATTCA	TAAGAATGGA	GCATCTTTTT
Euglossa cybelia	TAATTCTGGA	TGATTAATTC	GATTAATTCA	TATAAATGGA	GCATCATTTT
Euglossa despecta	TAATTCTGGA	TGATTAATTC	GATTAATTCA	TATAAATGGA	GCATCATTTT
Exaerete frontalis	AAATTCAGGT	TGATTATTTT	GATTAATTCA	TATAAATGGT	GCATCATTTT
Exaerete smaragdina	ARATTCAGGT	TGAMTAATTC	GATTAATTCA	TATAAATGGA	GCATCATTTT
Eulaema cingulata	AAATTCAGGT	TGATTAATTC	GATCAATTCA	CATAAAAGGA	GCTTCTTTTT
Eulaema nigrita	AAATTCAGGT	TGATTAATAC	GATTAATTCA	TATAAATGGT	GCTTCTTTTT
Eulaema speciosa	AARTTCAGGA	TGATTAATTC	GATTAATTCA	TATAAATGGT	GCATCTTTTT
Eulaema meriana	-----	-----	-----	-----	-----TTTTT
Eufriesea schmidtiana	TAATTCAGGT	TGAATCATTC	GATTAATACA	TATAAATGGA	GCATCTTTTT
Eufriesea ornata	AAATTCGGGT	TGAATTATTC	GATTAATTCA	TATAAAAGGG	GCATCTTTTT
Eulaema bombiformis	-----	-----	-----	-----	-----TTTTT
Eufriesea rufocauda	AAATTCGGT	TGAATTTTTT	GTTTAATCCA	TATAAATGGG	GCATCTTTTT
Eufriesea chrysopyga	AAATTCGGT	TGAATTTTTT	GTTTAATCCA	TATAAATGGG	GCATCTTTTT
Eufriesea caerulescens	-----	-----	-----	-----	-----TTT
Eufriesea venusta	AAATTCAGGT	TGAATTATTC	GTTTAATCCA	TATAAATGGG	GCATCTTTTT
Trigona hypogea	-----	-----	-----	-----	-----T
Melipona quadrifasciata	-----	-----	-----	-----	-----

	.... ....  105	.... ....  115	.... ....  125	.... ....  135	.... ....  145
Centris inermis	-----	-----	----TTGCAC	GTAATATTTA	TTATTTATCT
Bombus pascuorum	-----	-----	-----	-----	-----
Euglossa gorgonensis	ATTTTATTTT	TATTTATTTA	CATATTGCAC	GAAATTTATA	TTATTATTCA
Euglossa dodsoni	ATTTTATTTT	TATTTATTTA	CATATTGCAC	GAAATTTATA	TTATTATTCA
Euglossa crassipunctata	ATTTTATAAT	AATATATATA	CATGTTGCVC	GAAATTTATT	TTATTATTCA
Euglossa bursigera	ATTTTATAAT	AACATATTTA	CATATCGCAC	GAAATTTATT	TTATTATTCA
Euglossa allosticta	ATTTTATAAT	TATATATTTA	CATATTGCAC	GAAATTTATA	TTATTATTCA
Euglossa decorata	ATTTTATAAT	AATATATTTA	CATATTGCAC	GCAATTTATT	TTATTATTCT
Euglossa imperialis 1	ATTTTATAAT	AATATATTTA	CATATTGCTC	GAAATTTATT	TTATTATTCA
Euglossa imperialis 2	ATTTTATAAT	AATATATTTA	CATATTGCTC	GAAATTTATT	TTATTATTCA
Euglossa flammea	ATTTTATAAT	TATATATTTA	CATATTGCAC	GAAATTTATT	TTATTACTCA
Euglossa ignita	ATTTTATAAT	TATATATTTA	CATATTGCAC	GAAATTTATT	TTATTATTCA
Euglossa chalybeata	ATTTTATAAT	TATATATTTA	CATATTGCAC	GAAATTTATT	TTATTATTCA
Euglossa asarophora	ATTTTATAAT	AATATATTTT	CATATTGCAC	GAAATTTATT	TTATTATTCA
Euglossa sapphirina	-----	-----	-----	--AATTTATT	TTATTATTCTN
Euglossa mixta	ATTTTATAAT	AATATATTTA	CATATTGCAC	GAAATTTATT	TTATTATTCA
Euglossa dissimula	ATTTTATAAT	AATATATATA	CATATTGCAC	GAAATTTATT	TTATTATTCA
Euglossa hansonii	ATTTTATAAT	AATATATATA	CATATTGCAC	GAAATTTATT	TTATTATTCA
Euglossa heterosticta	ATTTTATAAT	AATATATTTA	CATATTGCAC	GAAATTTATT	TTATTATTCA
Euglossa tridentata	ATTTTATAAT	AATATATTTA	CATATTGCAC	GAAATTTATT	TTACTATTCA
Euglossa cognata	ATTTTATAAT	AATATATTTA	CATATTGCAC	GAAATTTATT	TTATTATTCA
Euglossa analis	ATTTTATAAT	AATATATTTA	CATATTGCAC	GAAATTTATT	TTATTATTCA
Euglossa dressleri	ATTTTATAAT	AATATATTTA	CATATTGCAC	GAAACATATT	TTATTATTCA
Euglossa maculilabris	ATTTTATAAT	AATATATTTA	CATATTGCAC	GAAATTTATT	TTATTATTCA
Euglossa cybelia	ATTTTATAAT	AATATATTTA	CATATTGCAC	GAAATTTATT	TTATTATTCA
Euglossa despecta	ATTTTATAAT	AATATATTTA	CATATTGCAC	GAAACATATT	TTATTATTCA
Exaerete frontalis	ATTTTATAAT	AATATATTTT	CATATTGCAC	GAAATTTATT	TTATTATTCA
Exaerete smaragdina	ATTTTATTTT	AATATATTTT	CATRTTGCTC	GAAGKTTATT	TTATTATTCA
Eulaema cingulata	ATTTTATATT	TATATATATA	CATATTGCTC	GAAATTTATA	TTATTATTCT
Eulaema nigrita	ATTTTATATT	TATATATATA	CATATTGCTC	GAAATTTATA	TTATTATTCT
Eulaema speciosa	ATTTTATAAT	AATATATATA	CATATTGCTC	GAAATTTATA	TTATTATTCA
Eulaema meriana	ATTTTATTAAT	AATATATATT	CATATTGCTC	GAAATTTATA	TTATTATTCA
Eufriesea schmidtiana	ATTTTATTTT	AATATATATT	CATATTGCAC	GAAATTTATT	TTATTATTCA
Eufriesea ornata	ATTTTATATT	AATATATATC	CATATTGCAC	GAAATTTATT	TTATTATTCA
Eulaema bombiformis	ATTTTATATT	AATATATATC	CATATTGCAC	GAAATTTATT	TTATTATTCA
Eufriesea rufocauda	ATTTTATATT	TATATATATA	CATATTGCAC	GAAATTTATT	CTATTATTCA
Eufriesea chrysopyga	ATTTTATATT	TATATATATA	CATATTGCAC	GAAATTTATT	CTATTATTCA
Eufriesea caerulescens	ATTTTATATT	AATATATATT	CATATTGCAC	GAAATTTATT	TTACTATTCA
Eufriesea venusta	ATTTTATATT	TATATATATA	CATATTGCAC	GAAATTTATT	TTATTATTCA
Trigona hypogea	ATTTTATTTT	AATATATTTA	CATATTAGTC	GAAATTTATA	TTATTACTCA
Melipona quadrifasciata	-----	-----	-----	-----	-----

	.... ....  155	.... ....  165	.... ....  175	.... ....  185	.... ....  195
Centris inermis	TTTAAATTAA	CTCATACATG	AAATATTGGT	GTAACAATTT	TATTATTATC
Bombus pascuorum	-----	-----	-----	-----	-----
Euglossa gorgonensis	TTTAAATTAA	ATGTAGTATG	AAATATTGGA	ATTACAATTT	TTTTATTATC
Euglossa dodsoni	TTTAAATTAA	ATGTAGTATG	AAATATTGGA	ATTACAATTT	TTTTATTATC
Euglossa crassipunctata	TTTAAATTAT	CAATAGTATG	ATATATTGGG	GTTACAATTT	TTTTATTAKC

Euglossa bursigera	TTTAAATTGA	ATATAGTATG	AAACATTGGA	ATTTCAATTT	TTTTATTATC
Euglossa allosticta	TTTAAATTAA	ATATAGTATG	AAATATTGGA	ATTATAATTT	TTTTATTATC
Euglossa decorata	TTTAAATTAA	ATATAGTATG	AAATGTAGGA	ATTACAATTT	TTTTACTATC
Euglossa imperialis 1	TTTAAATTAA	ATATAGTTTG	AAATATTGGT	ATTACAATTT	TTTTATTATC
Euglossa imperialis 2	TTTAAATTAA	ATATAGTTTG	AAATATTGGT	ATTACAATTT	TTTTATTATC
Euglossa flammea	TTTAAATTAA	ATATAGTTTG	AAATATTGGT	ATTACAATTT	TTTTATTATC
Euglossa ignita	TTCAAATTAA	ATATAGTTTG	AAATATTGGT	ATTACAATTT	TTTTATTATC
Euglossa chalybeata	TTTAAATTAA	ATATAGTTTG	AAATATTGGT	ATTACAATTT	TTTTATTATC
Euglossa asarophora	TTTAAATTAA	ATATAGTATG	AAATATTGGA	ATTACAATTT	TTTTATTATC
Euglossa sapphirina	TTCAAATTAA	ATATAGTATG	AAATATTGGA	ATTANAATTT	TTTTATTATC
Euglossa mixta	TTCAAATTAA	ATATAGTATG	AAATATTGGA	ATTATAATTT	TTTTATTATC
Euglossa dissimula	TTTAAATTAA	ATATAGTATG	AAATATTGGA	ATTATAATTT	TTTTATTATC
Euglossa hansonii	TTTAAATTAA	ATATAGTATG	AAATATTGGA	ATTACAATTT	TTTTATTATC
Euglossa heterosticta	TTTAAATTAA	ATATAGTTTG	AAATATTGGA	ATTATAATTT	TTTTATTATC
Euglossa tridentata	TTTAAATTAA	ATATAGTATG	AAATATTGGA	ATTATAATTT	TTTTATTATC
Euglossa cognata	TTTAAATTAA	ATATAGTATG	AAATATTGGA	ATTATAATTT	TTTTATTATC
Euglossa analis	TTTAAATTAA	ATATAGTATG	AAATATTGGA	ATTATAATTT	TTTTATTATC
Euglossa dressleri	TTTAAATTAA	ATATAGTTTG	AAATGTGGA	ATTATAATTT	TTTTATTATC
Euglossa maculilabris	TTTAAATTAA	ATATAGTATG	AAATGTAGGA	ATTATTATTT	TTTTATTATC
Euglossa cybelia	TTTAAATTAA	ATATAGTTTG	AAATGTGGA	ATTATAATTT	TTTTATTGTC
Euglossa despecta	TTTAAATTAA	ATATAGTTTG	AAATGTGGA	ATTATAATTT	TTTTATTATC
Exaerete frontalis	TTTAAATTAA	AATTAGTATG	AATAATTGGA	ATTTTAATTT	TTTTATTTTC
Exaerete smaragdina	TTTAAATTAA	AATTAGTATG	AATAATTGGA	ATTTTAATTT	CTTTAATATC
Eulaema cingulata	TTTAAATTAA	AAATAGTTTG	ATTTATTGGA	ATTTCAATTC	TTTTTTTATC
Eulaema nigrita	TTCAAATTAA	AAATAGTATG	ATTTATTGGA	ATTTTAATTT	TTTTTTTATC
Eulaema speciosa	TTTAAATTAA	AAATAGTATG	ATTTATTGGA	ATTATAATTT	TTTTAATATC
Eulaema meriana	TTTAAATTAA	AATTAGTTTG	ATTTATTGGA	ATTTTAATTC	TTATAATATC
Eufriesea schmidtiana	TTTAAATTAA	CAATAGTTTG	ATTTATTGGA	ATTTTAATCT	ATATTATTTTC
Eufriesea ornata	TTTAAATTAA	TAACAGTTTG	ATTTATTGGA	ATTTTAATTT	TTTTAATATC
Eulaema bombiformis	TTTAAATTAA	TAACAGTTTG	ATTTATTGGA	ATTTTAATTT	TTTTAATATC
Eufriesea rufocauda	TTTAAATTAA	CAATAGTTTG	ATTTATTGGA	ATTTTAATTT	TATTAATTTTC
Eufriesea chrysopyga	TTTAAATTAA	CAATAGTTTG	ATTTATTGGA	ATTTTAATTT	TATTAATTTTC
Eufriesea caerulescens	TTTAAATTAA	TTATAGTATG	ATTTATTGGA	ATTTTAATTT	TATTAATTTTC
Eufriesea venusta	TTTAAATTAA	TAATAGTTTG	ATTTATTGGA	ATTTTAATTT	TATTAATTTTC
Trigona hypogea	TTTAAATTAA	CATATGTATG	ATTAACAGGA	AGAATTATTT	TATTTATATC
Melipona quadrifasciata	-----	-----	-----	-----	-----

	.... ....  205	.... ....  215	.... ....  225	.... ....  235	.... ....  245
Centris inermis	AATAGCTACT	GCTTTTTTAG	GATATATTTT	ACCTTGAGGA	CAATATCTT
Bombus pascuorum	-----	-----	-----	-----GAGGA	CAATATCAT
Euglossa gorgonensis	TATAATAACA	GCATTTTTAG	GATATGTATT	ACCTTGAGGT	CAATATCTT
Euglossa dodsoni	TATAATAACA	GCATTTTTAG	GATATGTATT	ACCTTGAGGT	CAATATCTT
Euglossa crassipunctata	AATAATAACA	GCTTTTGTAG	GTCATGTATT	ACCATGAGGR	CAATATATT
Euglossa bursigera	GATAATAACA	GCATTTATAG	GTTATGTTTT	ACCATGAGGA	CAATATCTT
Euglossa allosticta	AATAATAACA	GCATTTATAG	GATATGTATT	ACCTTGAGGA	CAATATCAT
Euglossa decorata	AATAATAACT	GCTTTTATAG	GATATGTTTT	ACCATGAGGT	CAATATCTT
Euglossa imperialis 1	AATAATAACA	GCATTTATAG	GTTATGTTTT	ACCTTGAGGA	CAATATCAT
Euglossa imperialis 2	AATAATAACA	GCATTTATAG	GTTATGTTTT	ACCTTGAGGA	CAATATCAT
Euglossa flammea	AATAATAACA	GCATTTATAG	GTTATGTTTT	ACCTTGAGGA	CAATATCAT
Euglossa ignita	AATAATAACA	GCATTTATAG	GTTATGTTTT	ACCTTGAGGA	CAATATCAT
Euglossa chalybeata	AATAATAACA	GCATTTATAG	GTTATGTTTT	ACCTTGAGGA	CAATATCAT
Euglossa asarophora	AATAATAACA	GCATTTATAG	GTTATGTATT	ACCATGAGGA	CAATATCTT
Euglossa sapphirina	AATAATAACA	GCATTTATAT	GTTATGTTTT	TCCATGAGGA	CAATATCCT
Euglossa mixta	AATAATAACA	GCATTTATAN	GTTATGTTTT	ACCATGAGGA	CAATATCTT
Euglossa dissimula	AATAATAACA	GCATTTATAG	GTTATGTTTT	ACCATGAGGT	CAATATCTT
Euglossa hansonii	AATAATAACA	GCATTTATAG	GTTATGTATT	ACCATGAGGA	CAATATCTT
Euglossa heterosticta	AATAATAACA	GCATTTATAG	GTTATGTTTT	ACCATGAGGA	CAATATCTT
Euglossa tridentata	AATAATAACA	GCATTTATAG	GTTATGTATT	ACCATGAGGA	CAATATCTT
Euglossa cognata	AATAATAACA	GCATTTATAG	GTTATGTTTT	ACCATGAGGA	CAATATCTT
Euglossa analis	AATAATAACA	GCATTTATAG	GTTATGTTTT	ACCATGAGGA	CAATATCTT
Euglossa dressleri	AATAATAACA	GCATTTATAG	GCTATGTTTT	ACCATGAGGA	CAATATCTT
Euglossa maculilabris	AATAATAACA	GCATTTATAG	GTTATGTTTT	ACCATGAGGA	CAATATCTT
Euglossa cybelia	AATAATAACA	GCATTTATAG	GTTATGTTTT	ACCATGAGGA	CAATATCTT
Euglossa despecta	AATAATAACA	GCATTTATAG	GCTATGTTTT	ACCATGAGGA	CAATATCTT
Exaerete frontalis	AATAATAACA	GCATTTATAG	GTTATGTTTT	ACCTTGAGGT	CAATATCAT
Exaerete smaragdina	AATAATARCA	GCATTTATAG	GATATGTTTT	ACCTTGAGGA	CAATATCAT
Eulaema cingulata	AATAATAACT	GCTTTTATAG	GTTATGTTTT	ACCTTGAGGA	CAATATTTT
Eulaema nigrita	TATAATAACA	GCTTTTATAG	GTTATGTTTT	ACCTTGGGGA	CAATATCTT
Eulaema speciosa	AATAATAACA	GCTTTTATAG	GATATGTTTT	ACCTTGAGGA	CAATATCTT
Eulaema meriana	AATAATTACA	GCTTTTTTAG	GATATGTATT	ACCTTGAGGA	CAATATCTT

Eufriesea schmidtiana	AATAATAACT	GCTTTTATAG	GTTATGTTTT	ACCTTGAGGA	CAAATATCTT
Eufriesea ornata	AATAATAACA	GCTTTTATAG	GTTATATTTT	ACCTTGAGGA	CAAATATCTT
Eulaema bombiformis	AATAATAACA	GCTTTTATAG	GATATGTTTT	ACCTTGAGGA	CAAATATCAT
Eufriesea rufocauda	TATAATAACA	GCATTTATAG	GTTATATTTT	ACCTTGAGGA	CAAATATCTT
Eufriesea chrysopyga	TATAATAACA	GCATTTATAG	GTTATATTTT	ACCTTGAGGA	CAAATATCTT
Eufriesea caerulescens	AATAATAGCA	GCTTTTATAG	GTTATGTTTT	ACCTTGAGGA	CAAATATCTT
Eufriesea venusta	AATAATAACA	GCTTTTATAG	GTTATGTATT	ACCTTGAGGA	CAAATATCTT
Trigona hypogea	TATAGCTACT	GCATTTTATG	GTTATGTATT	ACCATGGGGA	CAAATATCAT
Melipona quadrifasciata	-----	-----	--TATGTACT	ACCATGAGGA	CAAATATCTT

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	255	265	275	285	295
Centris inermis	TTTGAGGTGC	TACAGTAATT	ACTAATTTAT	TATCTGCTAT	TCCTTATGTT
Bombus pascuorum	ATTGAGGTGC	AACAGTTATT	ACTAATCTTT	TATCAGCAAT	TCCTTATATT
Euglossa gorgonensis	TTTGAGGTGC	AATAGTTATT	ACAAATTTAT	TATCTGCAAT	TCCTTATATT
Euglossa dodsoni	TTTGAGGTGC	AATAGTTATT	ACAAATTTAT	TATCTGCAAT	TCCTTATATT
Euglossa crassipunctata	TTTGAGGTGC	TATAGTAGTT	ACAAATTTAA	TATCAGCAAT	GCCTTATATT
Euglossa bursigera	TTTGAGGCGC	AATAGTAATT	ACTAATTTAA	TATCAGCAAT	TCCTTATATT
Euglossa allosticta	TTTGAGGTGC	TATAGTAATT	ACAAATTTAA	TATCAGCAAT	TCCATATATT
Euglossa decorata	TTTGAGGAGC	AATAGTAATT	ACTAATTTAA	TATCAGCAAT	TCCTTATATT
Euglossa imperialis 1	TTTGAGGAGC	TATAGTTATT	ACAAATTTAA	TATCTGCTAT	TCCTTATATT
Euglossa imperialis 2	TTTGAGGAGC	TATAGTTATT	ACAAATTTAA	TATCTGCTAT	TCCTTATATT
Euglossa flammea	TTTGAGGAGC	TATAGTTATT	ACAAATTTAA	TATCTGCTAT	TCCTTATATT
Euglossa ignita	TTTGAGGAGC	TATAGTTATT	ACAAATTTAA	TATCTGCTAT	TCCTTATATT
Euglossa chalybeata	TTTGAGGAGC	TATAGTTATT	ACAAATTTAA	TATCTGCTAT	TCCTTATATT
Euglossa asarophora	TTTGAGGTGC	TATAGTTATT	ACAAATTTAA	TATCTGCAAT	TCCTTATATT
Euglossa sapphirina	TTTGAGGAGC	TATAGTAATT	AGAAATTTGN	NNTCNGCAAT	TCCTTATATT
Euglossa mixta	TTTGAGGAGC	TATAGTAATT	ACAAATTTAT	TATCAGCAAT	CCCTTATATT
Euglossa dissimula	TTTGAGGAGC	AATAGTAATT	ACAAATTTAT	TATCTGCAAT	TCCATATATC
Euglossa hansonii	TTTGAGGAGC	AATAGTAATT	ACAAATTTAT	TATCTGCAAT	TCCATATATT
Euglossa heterosticta	TTTGAGGTGC	AATAGTAATT	ACAAATTTAT	TATCAGCAAT	TCCTTATATT
Euglossa tridentata	TTTGAGGAGC	TATAGTAATT	ACAAATTTAA	TATCAGCAAT	TCCTTATATT
Euglossa cognata	TTTGAGGAGC	TATAGTAATT	ACAAATTTAA	TATCAGCAAT	TCCTTATATT
Euglossa analis	TTTGAGGAGC	TATAGTAATT	ACAAATTTAA	TATCAGCAAT	TCCTTATATT
Euglossa dressleri	TTTGAGGAGC	TATAGTAATT	ACAAATTTAT	TATCTGCAAT	TCCTTATATT
Euglossa maculilabris	TTTGAGGAGC	TATAGTAATT	ACAAATTTAT	TATATGCAAT	TCCTTATATT
Euglossa cybelia	TTTGAGGAGC	TATAGTAATT	ACAAATTTAT	TATCTGCAAT	TCCTTATATT
Euglossa despecta	TTTGAGGAGC	TATAGTAATT	ACAAATTTAT	TATCTGCAAT	TCCTTATATT
Exaerete frontalis	ATTGAGGAAC	TATAGTAATT	ACAAATTTAT	TATCTTCAAT	TCCTTATATT
Exaerete smaragdina	TTTGAGGAGC	TATAGTAATT	ACAAATTTAT	TATCTGCAAT	TCCTTATTTA
Eulaema cingulata	ATTGAGGAGC	TATAGTAATT	ACAAATTTAT	TATCAGCTAT	TCCTTATATT
Eulaema nigrita	TTTGAGGGGC	AATAGTAATT	ACAAATTTAT	TATCTGCTAT	TCCTTATATT
Eulaema speciosa	TTTGAGGAGC	AATAGTAATT	ACAAACTTAT	TATCAGCTAT	TCCTTATATT
Eulaema meriana	TTTGAGGAGC	AATAGTAATC	ACAAATTTAT	TATCAGCTAT	TCCATATGTA
Eufriesea schmidtiana	TATGAGGAGC	AATAGTTATT	ACTAATTTAT	TATCAGCTTT	TCCTTATATT
Eufriesea ornata	TTTGAGGAGC	AATAGTAATT	ACAAATTTAA	TATCAGCATT	CCCTTATATT
Eulaema bombiformis	TTTGAGGAGC	AATAGTAATT	ACAAATTTAA	TATCAGCATT	ACCTTATATT
Eufriesea rufocauda	TTTGAGGAGC	TATAGTTATT	ACTAATTTAT	TATCAGCATT	TCCTTATATT
Eufriesea chrysopyga	TTTGAGGAGC	TATAGTTATT	ACTAATTTAT	TATCAGCATT	TCCTTATATT
Eufriesea caerulescens	TTTGAGGAGC	TATAGTTATT	ACAAATTTAT	TATCTGCAAT	TCCTTAC---
Eufriesea venusta	TTTGAGGAGC	TATAGTAATT	ACTAATTTAT	TATCAGCAAT	TCCCTATATT
Trigona hypogea	TTTGAGGTGC	AATAGTAATT	ACAAATTTAT	TATCTGCATT	ACCTTATATT
Melipona quadrifasciata	TTTGAGGAGC	AATAGTAATT	ACTAACCTAT	TATCAGCATT	ACCTTATATT

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	305	315	325	335	345
Centris inermis	GGACAAAATT	TTGTAGAATG	AATTTGAGGA	GGATATTCAA	TTAATAATGC
Bombus pascuorum	GGTGATACAA	TTGTATTATG	AATTTGAGGT	GGATTTTCAA	TTAATAATGC
Euglossa gorgonensis	GGTCAATTAT	TAGTTGAATG	AATTTGGGGA	GGATTTTCTA	TTAATAATGC
Euglossa dodsoni	GGTCAATTAT	TAGTTGAATG	AATTTGGGGA	GGATTTTCTA	TTAATAATGC
Euglossa crassipunctata	GGTCAATTAT	TAGTAGAATG	AGTTTGAGGA	GGATTTTCTA	TTARTATTGC
Euglossa bursigera	GGTCAATTAT	TAGTAGAATG	AATTTGGGGG	GGATTTTCTA	TTAATAATTC
Euglossa allosticta	GGTCAAAATAT	TAGTAGAATG	AGTTTGAGGA	GGATTTTCAA	TTAATAATGC
Euglossa decorata	GGTCAAAATAT	TAGTTGAATG	AATTTGAGGA	GGATTTTCAA	TTAATAATTC
Euglossa imperialis 1	GGACAATTAT	TAGTAGAATG	AATTTGAGGA	GGATTTTCAA	TTAATAATTC
Euglossa imperialis 2	GGACAATTAT	TAGTAGAATG	AATTTGAGGA	GGATTTTCAA	TTAATAATTC
Euglossa flammea	GGACAATTAT	TAGTAGAATG	AGTATGAGGA	GGATTTTCTA	TTAATAATTC
Euglossa ignita	GGACAATTAT	TAGTAGAATG	AGTATGAGGA	GGATTTTCTA	TTAATAATTC
Euglossa chalybeata	GGACAATTAT	TAGTAGAATG	AGTATGAGGA	GGATTTTCTA	TTAATAATTC
Euglossa asarophora	GGTCAATTAT	TAGTAGAATG	AATTTGAGGT	GGATTTTCAA	TTAATAATTC
Euglossa sapphirina	GGTCAATTCT	TAGCAGAATG	AATTTGAGGA	GGATTTTCAA	TTAATAATTC



Euglossa mixta	GGTNAATTAT	TAGTAGAATG	AATTTGAGGA	GGATTTTC	TTAATAATTC
Euglossa dissimula	GGACAATTAT	TAGTAGAATG	AATTTGAGGT	GGATTTTC	TTAATAATTC
Euglossa hansonii	GGACAATTAT	TAGTAGAATG	AATTTGAGGT	GGATTTTC	TTAATAATTC
Euglossa heterosticta	GGACAATTAT	TAGTAGAATG	AATTTGAGGT	GGATTTTC	TTAATAATTC
Euglossa tridentata	GGTCAATTTT	TAGTAGAATG	AATTTGAGGA	GGATTTTC	TTAATAATTC
Euglossa cognata	GGTCAATTTT	TAGTAGAATG	AATTTGAGGA	GGATTTTC	TTAATAATTC
Euglossa analis	GGTCAATTTT	TAGTAGAATG	AGTTTGAGGA	GGATTTTC	TTAATAATTC
Euglossa dressleri	GGTCAATTAT	TAGTAGAATG	AATTTGAGGA	GGATTTTCTA	TTAATAATTC
Euglossa maculilabris	GGTCAACTAT	TAGTAGAATG	AATTTGAGGA	GGATTTTC	TTAATAATTC
Euglossa cybelia	GGTCAATTAT	TAGTAGAATG	AATTTGAGGA	GGATTTCTCA	TTAATAATTC
Euglossa despecta	GGTCAATTAT	TAGTAGAATG	AATTTGAGGA	GGATTTTCTA	TTAATAATTC
Exaerete frontalis	GGTCAATTTT	TAGTTGAATG	AATTTGAGGA	GGATTTTC	TTAATAATGC
Exaerete smaragdina	GGTCAATTTT	TAGTTGAATG	GATTTGAGGA	GGATTTTC	TTAATAAYGC
Eulaema cingulata	GGACAATTTT	TAGTTGAAAG	AATTTGAGGT	GGATTTTC	TTAATAACTC
Eulaema nigrita	GGACAATTTT	TAGTTGAATG	AATTTGAGGA	GGATTTTC	TTAATAATGC
Eulaema speciosa	GGTCAATTTT	TAGTTGAATG	AATTTGAGGA	GGATTTTC	TTAATAATGC
Eulaema meriana	GGACAATTAA	TTGTAGAATG	AATTTGAGGA	GGATTTTC	TTAATAATGA
Eufriesea schmidtiana	GGTCAATTAT	TAACGAATG	AATTTGAGGT	GGATTTTCAG	TTAATGATGC
Eufriesea ornata	GGTCAATTAT	TAACGAATG	AATTTGAGGG	GGTTTTTC	TTAATAATGC
Eulaema bombiformis	GGTCAATTAT	TAACGAATG	AATTTGAGGA	GGATTTTC	TTAATAATGC
Eufriesea rufocauda	GGACAATTTT	TAGTTGAATG	AATTTGAGGG	GGATTTTC	TTAATAATGC
Eufriesea chrysopyga	GGACAATTTT	TAGTTGAATG	AATTTGAGGG	GGATTTTC	TTAATAATGC
Eufriesea caerulescens	GGACAATTTT	TAGTTGAATG	AATTTGAGGT	GGATTTTC	TTAATAATGC
Eufriesea venusta	GGTCAATTAT	TAGTTGAATG	AATTTGAGGA	GGATTTTCTA	TTAATAATGC
Trigona hypogea	GGACAAATAA	TTGTGAATG	ATTATGAGGA	GGATTTTC	TTAATAATTC
Melipona quadrifasciata	GGTCAAATAA	CAGTTGAATG	AATTTGAGGA	GGATTTTC	TTAATAATTC

	.... ....  355	.... ....  365	.... ....  375	.... ....  385	.... ....  395
Centris inermis	TACTTTAAAT	CGTTTTTTTT	CATTACATTT	TATTTTACCC	TTAATTATTT
Bombus pascuorum	TACATTAAAT	CGATTTTTTT	CTTTACATTT	TATTTTACCA	TTATTAAATTT
Euglossa gorgonensis	TACATTAAAT	CGATTTTATT	CATTACATTT	TATTTTACCT	TTAATTATTT
Euglossa dodsoni	TACATTAAAT	CGATTTTATT	CATTACATTT	TATTTTACCT	TTAATTATTT
Euglossa crassipunctata	AACATTAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	CATTTTACCA	TTAATTCCTTT
Euglossa bursigera	TACATTAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	TATTTTACCC	TTAATTATTN
Euglossa allosticta	AACATTAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	CATTTTACCT	TTAATTATTA
Euglossa decorata	AACATTAAAT	CGTTTTTTTT	CATTACATTT	TATTTTACCC	TTAATTATTT
Euglossa imperialis 1	AACATTAAAT	CGATTTTTTT	CTTTACATTT	TATTTTACCT	TTAATTATTA
Euglossa imperialis 2	AACATTAAAT	CGATTTTTTT	CTTTACATTT	TATTTTACCT	TTAATTATTA
Euglossa flammea	AACACTAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	TATTTTACCC	TTAATTATTA
Euglossa ignita	AACATTAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	TATTTTACCT	TTAATTATTT
Euglossa chalybeata	AACATTAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	TATTTTACCT	TTAATTATTA
Euglossa asarophora	AACATTAAAT	CGATTTTTCT	CATTACACTT	TATTTTACCT	TTAATTATTA
Euglossa sapphirina	AACANGGAAT	CGATTTTTTT	CATTCCACTT	TATTTTGCCA	TTAATTATTA
Euglossa mixta	AACACTGAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	TATTTTACCA	TTAATTATTA
Euglossa dissimula	AACATTAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	TATTTTACCT	TTAATTATTA
Euglossa hansonii	AACATTATAT	CGATTTTTCT	CATTACATTT	TATTTTACCT	TTAATTATTA
Euglossa heterosticta	AACATTAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	TATTTTACCT	TTAATTATTA
Euglossa tridentata	AACATTAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	TATTTTACCC	TTAATTATTA
Euglossa cognata	AACATTAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	TATTTTACCA	TTAATTATTA
Euglossa analis	AACATTAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	TATTTTACCG	TTAATTATTA
Euglossa dressleri	AACACTAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	TATTTTACCA	TTAATTATTA
Euglossa maculilabris	AACATTAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	TATTTTACCA	TTAATTATTA
Euglossa cybelia	AACATTAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	TATTTTACCA	TTAATTATTA
Euglossa despecta	AACACTAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	TATTTTACCA	TTAATTATTA
Exaerete frontalis	AACATTAAAT	CGATTTTTTT	CTTTACATTT	TATTTTCCCT	TTAATTATTT
Exaerete smaragdina	TACATTAAAT	CGATTTTTTT	CTTTACATTT	TATTTTACCT	TTAATAATTT
Eulaema cingulata	AACTTTAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	TATTTTACCA	TTAATTATTT
Eulaema nigrita	AACTTTAAAT	CGATTTTTTT	CAATACATTT	TATTATACCA	TTAATTATTT
Eulaema speciosa	AACTTTAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	TATTTTACCA	TTAATTATTA
Eulaema meriana	AACTTTAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	TATTTTACCT	ATTATTATTT
Eufriesea schmidtiana	AACTTTAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	TATTTTACCT	TTAATTATTA
Eufriesea ornata	ACCTTCAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	TATTTTACCA	TTAATTATTA
Eulaema bombiformis	AACTTCAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	TATTTTACCA	TTAATTATTA
Eufriesea rufocauda	TACTTTAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	TATTTTACCT	TTAATTATTT
Eufriesea chrysopyga	TACTTTAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	TATTTTACCT	TTAATTATTT
Eufriesea caerulescens	AACTTTAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	TATTTTACCT	TTAATTATTT
Eufriesea venusta	AACTTTAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	CATTTTACCT	TTAATTATTT
Trigona hypogea	TACATTAAAT	CGATTTTTTT	CATTACATTT	TATCTTCCCT	TTTATAATTC
Melipona quadrifasciata	AACTTTAAAT	CGATTTTTTT	CATTCCACTT	TATTTTACCA	ATAATTATTT

	.... ....  405	.... ....  415	.... ....  425	.... ....  435	.... ....  445
Centris inermis	TATTATTAGT	AATTCCTTCAT	TTATTTTTTT	TACATATTAC	AGGATCAAGA
Bombus pascuorum	TATTTATAGT	TATTCCTTCAT	TTATTTGCCT	TACATTTAAC	TGGATCATCT
Euglossa gorgonensis	TAGTATTAGT	AGTTTTACAT	TTAATTGTTT	TACATATTAC	TGGATCAACT
Euglossa dodsoni	TAGTATTAGT	AATTTTACAT	TTAATTGTTT	TACATATTAC	TGGATCAACT
Euglossa crassipunctata	TAATACTAGT	AATATCACAT	TTAATTATTT	TAAATTTTAC	TGGTGCAACA
Euglossa bursigera	TTATATTAGT	TATTTTACAT	CTAATTGTTT	TACATTTTAC	TGGTTCATCA
Euglossa allosticta	TAATATTAGT	TATATTACAT	TTAATTGTAT	TACATTTTAG	AGGATCAACT
Euglossa decorata	TAATATTAGT	AATATTACAT	TTAATTATTT	TACATATCAC	AGGTCTTCA
Euglossa imperialis 1	TAATATTAGT	AATTATACAT	TTAATTATTT	TACATTTTAC	TGGATCAACA
Euglossa imperialis 2	TAATATTAGT	AATTATACAT	TTAATTATTT	TACATTTTAC	TGGATCAACA
Euglossa flammea	TAATATTAGT	AATATTACAT	TTAATTGTAT	TACATTTTAC	AGGATCAACA
Euglossa ignita	TATTATTAGT	AATATTACAT	TTAATTGTAT	TACATTTTAC	AGGATCAACA
Euglossa chalybeata	TATTATTAGT	AATATTACAT	TTAATTGTAT	TACACTTTAC	AGGATCAACA
Euglossa asarophora	TAATCTAGT	TATATTACAT	TTAATTATTT	TACATTTTAC	TGGATCAATA
Euglossa sapphirina	TAATAATAGC	AATATTACAT	TGAATTATTT	TTCATATTCC	AGGATCAACA
Euglossa mixta	TAATAATAGC	AATATTACAT	TGAATTATTT	KTCATATTCC	AGGATCAACA
Euglossa dissimula	TATTAATAGT	AATATTACAT	TTAATTGTTT	TACATATTAC	AGGATCAACA
Euglossa hansonii	TATTAATAGT	AATATTACAT	TTAATTGTTT	TACATATTAC	AGGATCAACA
Euglossa heterosticta	TAATAATAGT	AATATTACAC	TTAATTATTT	TACATATTAC	AGGATCAACA
Euglossa tridentata	TAATAATAGT	AATATTACAT	CTAATTATTC	TTCATATTAC	AGGATCAACA
Euglossa cognata	TAATAATAGT	AATATTACAT	TTAATTATTT	TACATATTAC	AGGATCAACA
Euglossa analis	TAATAATAGT	AATATTACAT	TTAATCATTT	TACATATTAC	AGGATCAACA
Euglossa dressleri	TAATAATAGT	AATATTACAT	TTAATTATTT	TACATATTAC	AGGTCAAAT
Euglossa maculilabris	TAATAATAGT	AATATTACAT	TTAATTATTT	TACATATTAC	AGGATCAAAT
Euglossa cybelia	TAATAATAGT	AATATTACAT	TTAATTATTT	TACATATTAC	AGGTCAAAT
Euglossa despecta	TAATAATAGT	AATATTACAT	TTAATTATTT	TACATATTAC	AGGTCAAAT
Exaerete frontalis	TATTATTAGT	ATTAATACAT	TTAATTATTT	TACATTGATA	TGGTTCATCT
Exaerete smaragdina	TATTATTAGT	ATTAATTCAT	TTAATTATTT	TACATTGATA	TGGTTCATCA
Eulaema cingulata	TTTTATTAAT	AATAATTCAT	TTAATTATTT	TACATTTTTA	TGGTTCATTT
Eulaema nigrita	TTATATTTGT	TATAATTCAT	TTAATAATTT	TACATTTTTA	TGGATCATCT
Eulaema speciosa	TAATATTTAT	ATTTATTCAT	TTAATAATTT	TACATATTTA	TGGATCATCT
Eulaema meriana	TAATTTTAGT	AATTTTACAT	TTAATTATTT	TACATTTTTA	TGGATCATCA
Eufriesea schmidtiana	TAATATTAGT	TTTAATACAT	TTAATTACTT	TACATTATTA	TGGATCTTCA
Eufriesea ornata	TAATATTAGT	TTTTACACAT	TTAATTACTT	TACATTTTTA	TGGATCTTCA
Eulaema bombiformis	TAATATTAGT	TTTAACACAT	TTAATTACTT	TACATTTTTA	TGGACCTTCA
Eufriesea rufocauda	TAATATTAGT	TTTAATTCAT	TTAATTATTT	TACATTTTTA	TGGATCTAGA
Eufriesea chrysopyga	TAATATTAGT	TTTAATTCAT	TTAATTATTT	TACATTTTTA	TGGATCTAGA
Eufriesea caerulescens	TAATATTAGT	TTTAATTCAT	TTAATTATTT	TACATTTTTA	TGGATCATCA
Eufriesea venusta	TATTATTAGT	TTTAATTCAT	TTAATTATTT	TACACTTTTA	TGGTTCATCA
Trigona hypogea	TTATAATAGT	ATTTATTCAT	TTAATAATCT	TACATATATC	AGGTTCATCA
Melipona quadrifasciata	TTTTAATAGT	ATTTTTACAT	TTAATAACTC	TTCATATATC	AGGATCATCA

	.... ....  455	.... ....  465	.... ....  475	.... ....  485	.... ....  495
Centris inermis	AATCCAATTG	GTTATGAAAG	AAATTATTAT	AAAATTTCTT	TTCATCCATA
Bombus pascuorum	AATCCTCTTG	GATCAAATTT	TAATAATTAT	AAAATTTCTT	TTCATCCATA
Euglossa gorgonensis	AATCCAATAG	GAACAAATAG	AGATATTTAT	AAAATTCCTT	TTCATCCTTA
Euglossa dodsoni	AATCCAATAG	GAACAAATAG	AGATATTTAT	AAAATTCCTT	TTCATCCTTA
Euglossa crassipunctata	AACCTAATAG	GAACAAATAG	TAATATTTAT	AAAATTCCTT	TTTATCCATA
Euglossa bursigera	AATCCTATAG	GTTCAAATAG	AAATATTTAT	AAAATTCCTT	TTTATCCTTA
Euglossa allosticta	AATCCTATAG	GAACAAATAG	TAATATTTAT	AAAATTCCTT	TTTATCCTTA
Euglossa decorata	AATCCTATAG	GAACAAATAG	AAATATTTAT	AAAATTCCTT	TTTATCCTTA
Euglossa imperialis 1	AATCCTATAG	GAACAAATAG	AAACATTTAT	AAAATTCCTT	TTTATCCTTA
Euglossa imperialis 2	AATCCTATAG	GAACAAATAG	AAACATTTAT	AAAATTCCTT	TTTATCCTTA
Euglossa flammea	AATCCTATAG	GTACAAATAG	AAATATTTAT	AAAATTCCTT	TTTATCCTTA
Euglossa ignita	AATCCTATAG	GTACAAATAG	AAATATTTAT	AAAATTCCTT	TTTATCCTTA
Euglossa chalybeata	AATCCTATAG	GTACAAATAG	AAATATTTAT	AAAATTCCTT	TTTATCCTTA
Euglossa asarophora	AATCCTATAG	GAACAAATAG	AAATATTTAT	AAAATTCCTT	TTTATCCTTA
Euglossa sapphirina	AATCTTGTAG	GAACAAATGG	AAATATTTAT	AAAATTCCTT	TTTATCCTTA
Euglossa mixta	AATCTTGTAG	GAACAAATGG	AAATATTTAT	AAAATTCCTT	TTTATCCTTA
Euglossa dissimula	AATCCTATAG	GAACAAATAG	AAATATTTAT	AAAATTCCTT	TTTATCCATA
Euglossa hansonii	AATCCTATAG	GAACAAATAG	AAATATTTAT	AAAGTTCCTT	TTTATCCATA
Euglossa heterosticta	AATCCTATAG	GAACAAATAG	AAATATTTAT	AAAATTCCTT	TTTATCCTTA
Euglossa tridentata	AATCCTATAG	GAACAAATAG	AAATATTTAT	AAAATTCCTT	TCTATCCTTA
Euglossa cognata	AATCCTG TAG	GAACAAATAG	AAATATTTAT	AAAATTCCTT	TTTATCCTTA
Euglossa analis	AATCCTATAG	GAACAAATAG	AAATATTTAT	AAAATTCCTT	TTTATCCTTA
Euglossa dressleri	AATCCTATAG	GAACAAATAG	AAATATTTAT	AAAATTCCTT	TTTATCCTTA
Euglossa maculilabris	AATCCTATAG	GAACAAATAG	AAATATTTAT	AAAATTCCTT	TTTATCCTTA
Euglossa cybelia	AATCCTATAG	GAATAAATAG	AAATATTTAT	AAAATTCCTT	TTTATCCTTA

Euglossa despecta	AATCCTATAG	GAACAAATAG	AAATATTTAT	AAAATTCCTT	TTTATCCTTA
Exaerete frontalis	AATCCAATTG	GAACAAATAG	AAATATTTAT	AAAATCCCAT	TTCATCCTTA
Exaerete smaragdina	AATCCAATTG	GAACAAATAG	AGATATTTAT	AAAATTCCTT	TTCATCCTTA
Eulaema cingulata	AATCCAATTG	GTTTAAATAG	AAATAATTAT	TCAATTTCTT	TTAATCCATA
Eulaema nigrita	AATCCAATTG	GATTAAATAG	AAATATTTAT	TCAATTTCTT	TTAATCCATA
Eulaema speciosa	AATCCAATTG	GTACAAATAG	AAATATTTAT	AAAATTTCTT	TTTATCCATA
Eulaema meriana	AATCCAATTG	GAATAAATAG	AGATATCTAT	AAAATTCCTT	TTTATCCATA
Eufriesea schmidtiana	AATCCCTTAG	GGCTTAATAG	TAATATTTAT	AAAATTCCTT	TTTATCCCTA
Eufriesea ornata	AATCCAATAG	GAATAAATAA	TAATATTTAT	AAAATTTCTT	TTTATCCCTA
Eulaema bombiformis	AATCCAATAG	GAATAAATAA	GAAGATTTAT	AAAATTTCTT	TTTATCCCTA
Eufriesea rufocauda	AATCCTATTG	GATTTAACAG	AAATATTTAT	AAAATTCCTT	TTTATCCCTA
Eufriesea chrysopyga	AATCCTATTG	GATTTAACAG	AAATATTTAT	AAAATTCCTT	TTTATCCCTA
Eufriesea caerulescens	AATCCTATTG	GTACAAATAG	AAATATATAT	AAAATTCCTT	TTTATCCCTA
Eufriesea venusta	AATCCAATTG	GAATTAATAG	TAATATTTAT	AAAATTCCTT	TTTATCCCTA
Trigona hypogea	AATCCAATTC	ATTCAAAAAA	CAATATTTAT	AAAATTACAT	TTTATCCCTA
Melipona quadrifasciata	AATCCTATTC	ATTCTAAAAA	AAATATTTAT	AAAATTATTT	TTTATCAATA

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	505	515	525	535	545
Centris inermis	TTTTACTATT	AAAGATCTAT	TAGGATTTTA	TATAATTTTA	TTTTTATTTA
Bombus pascuorum	TTTTTCAATT	AAAGATCTTT	TAGGATTTTA	TATCATCTTA	TTTTATCTTTA
Euglossa gorgonensis	TTTTTCAATT	AAAGATTTAT	TAGGAATAGC	TATTGTTTGA	ACTACATTTG
Euglossa dodsoni	TTTTTCAATT	AAAGATTTAT	TAGGAATAGC	TATTGTTTGA	ACTACATTTG
Euglossa crassipunctata	TTTTTATAATT	AAAGATTTAT	TAGGATTTAT	TATTATTTTA	ACTTTATATA
Euglossa bursigera	TTTTTATAATT	AAAGATTTAT	TAGGATTTAT	TTTAATTATA	TTTTTATTTA
Euglossa allosticta	TTTTTATAATT	AAAGATTTAA	TAGGATTTAT	TTTTATTTCT	ATCATATTTT
Euglossa decorata	TTTTTATAATT	AAAGATTTAT	TAGGGTTTAT	TTTAATTTTA	TCATTATTTA
Euglossa imperialis 1	TTTTTATAATT	AAAGACTTAT	TAGGATTTAT	TATAATTTTA	ATAATTTTTA
Euglossa imperialis 2	TTTTTATAATT	AAAGACTTAT	TAGGATTTAT	TATAATTTTA	ATAATTTTTA
Euglossa flammea	TTTTTATAATT	AAAGATTTAT	TAGGATTTAT	TTTAATTTTA	ATTTATTTTA
Euglossa ignita	TTTTTATAATT	AAAGATTTAT	TAGGATTTAT	TTTAATTTATG	TTTATTTTTA
Euglossa chalybeata	TTTTTATAATT	AAAGATTTAT	TAGGATTTAT	TTTAATTTATA	GCTATTTTTA
Euglossa asarophora	TTTTTTAATT	AAAGATTTAT	TAGGATTTAT	TTTAATTTTA	ACTATATTTA
Euglossa sapphirina	TTTTTATAATT	AAAGATTTAT	TAGGATTTAT	TATTATTTTA	ACTTTATTTA
Euglossa mixta	TTTTTATAATT	AAAGATTTAT	TAGGATTTAT	TATTATTTTA	ACTTCATTTA
Euglossa dissimula	TTTTTATAATT	AAAGATTTAT	TAGGATTTAT	TATTATTTCTA	ATTTATTTTA
Euglossa hansonii	TTTTTATAATT	AAAGATTTAT	TAGGATTTAT	TATTATTTTA	ACTATATTTA
Euglossa heterosticta	TTTTTATAATT	AAAGATTTAA	TAGGATTTAT	TATTATTTTA	ACTTTATTTA
Euglossa tridentata	TTTTTATAATC	AAAGATTTAT	TAGGATTTAT	TATTATTTTA	ACTTTATTTA
Euglossa cognata	TTTTTATAATT	AAAGATTTAT	TAGGATTTAT	TATTATTTTA	ACTTTATTTA
Euglossa analis	TTTTTATAATT	AAAGATTTAT	TAGGATTTAT	TATTATTTTA	ACTTTATTTA
Euglossa dressleri	TTTTTATAATT	AAAGATTTAT	TAGGATTTAT	TATTATTTTA	ATATTATTTA
Euglossa maculilabris	TTTTTATAATT	AAAGATTTAA	TAGGATTTAT	TATTATTTTA	ANNTATTTTA
Euglossa cybelia	TTTTTATAATC	AAAGATTTAT	TAGGATTTAT	TATTATTTTA	ATATTATTTA
Euglossa despecta	TTTTTATAATT	AAAGATTTAT	TAGGATTTAT	TATTATTTTA	ATATTATTTA
Exaerete frontalis	TTTTTACAATT	AAAGATTTAT	TAGGATTTAT	TTTTATTTGA	ATAATTTTTA
Exaerete smaragdina	TTTTTACAATT	AAAGATTTAT	TMGGATTTAT	TKTAATTTTA	ATAATTTTTA
Eulaema cingulata	TTTTTACAATT	AAAGATTTAA	TATGATTTT	ATTAATTTTA	TTAATTTTTT
Eulaema nigrita	TTTTTCAATT	AAAGATTTAT	TATGATTTAT	TTTAATTTTA	TTAATTTTTA
Eulaema speciosa	TTTTTCAATT	AAAGATTTAT	TATGATTTAC	ATTAATTTTA	ATAATTTTTA
Eulaema meriana	TTTTTCAATT	AAAGATCTAT	TAGGATTTAT	TGTAATTTTA	TTAATTTTTA
Eufriesea schmidtiana	TTTTTCAATT	AAAGATTTAT	TAGGATTTAT	TGTAATTTTA	ACAATTTTTA
Eufriesea ornata	TTTTTCAATT	AAAGATTTAT	TAGGATTTAT	NTTAATTTTA	TNAATTTTTA
Eulaema bombiformis	TTTTTCAATT	AAAGATTTAT	TAGGATTTAT	CTTAATTTTA	TTAATTTTTA
Eufriesea rufocauda	TTTTTCATTT	AAGGATTTAT	TTGGGTATAT	TTTGATTTTA	ATAATTTTTA
Eufriesea chrysopyga	TTTTTCATTT	AAGGATTTAT	TTGGGTATAT	TTTGATTTTA	ATAATTTTTA
Eufriesea caerulescens	TTTTTCTATT	AAAGATTTAT	TAGGATTTAT	TTTAATTTTA	TCAATTTTTA
Eufriesea venusta	TTTTTCAATT	AAAGATTTAT	TAGGATTCAT	TTTAATTTTA	TTAATTTTTA
Trigona hypogea	TTTTTTTTTTA	AAAGATTCAA	TTACTATTAT	TTTTATTTTA	TTAATTTTTA
Melipona quadrifasciata	TTTTTCAATT	AAAGATTTAA	TTACTATAAT	TATAATTTTA	TTTATTTTTA

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	555	565	575	585	595
Centris inermis	TATTTCTTAT	TTTATATTCT	CCGTANAAAT	TTAGAGATCC	AGATAAATTTT
Bombus pascuorum	TATTCATTAA	TTTTCAATTT	CCATATCATT	TAGGAGATCC	AGACAATTTT
Euglossa gorgonensis	GATTTATCAA	TCTTNAATAT	CCTTATTTTT	TTAGAGATCC	AGATAAATTTT
Euglossa dodsoni	GATTTATCAA	TCTTNAATAT	CCTTATTTTT	TTAGAGATCC	AGATAAATTTT
Euglossa crassipunctata	TATTCATTAA	CATTCAATAT	CCATATTATT	TTGGTGATCC	TGATAAATTTA
Euglossa bursigera	TATTTATTAA	TTTTCAATAT	CCTTATTATT	TTGGAGATCC	TGATAAATTTT
Euglossa allosticta	TATTTATTAT	TTATCAATAC	CCTTATTATT	TTGGAGATCC	AGATAAATTTT
Euglossa decorata	TATTAATTAA	TTTTCAATAT	CCTTATTATT	TTGGAGATCC	TGATAAATTTT

Euglossa imperialis 1	TATTTATTAA	TTTTCAATAT	CCTTATTATT	TTGGAGATCC	TGATAATTTT
Euglossa imperialis 2	TATTTATTAA	TTTTCAATAT	CCTTATTATT	TTGGAGATCC	TGATAATTTT
Euglossa flammea	TATTTATTAA	TTTTCAATAT	CCTTATTATT	TTGGAGATCC	TGATAATTTT
Euglossa ignita	TATTTATTAA	TTTTCAATAT	CCTTATTATT	TTAGAGATCC	TGATAATTTT
Euglossa chalybeata	TATTTATTAA	TTTTCAATAT	CCTTATTATT	TTGGAGATCC	TGATAATTTT
Euglossa asarophora	TATTTATTAA	TTTTCAATAT	CCTTATTATT	TTGGAGATCC	TGATAATTTT
Euglossa sapphirina	TATTTATTAA	TTTTCAATAT	CCTTATTATT	TTGGAGATCC	TGATAACTTT
Euglossa mixta	TATTTATTAA	TTTTCAATAT	CCTTATTATT	TTGGAGATCC	TGATAACTTT
Euglossa dissimula	TATTTATTAA	TTTTCAATAT	CCTTATTATT	TTGGAGATCC	TGATAATTTT
Euglossa hansonii	TATTTATTAA	TTTTCAATAT	CCTTATTATT	TCGGAGATCC	TGATAATTTT
Euglossa heterosticta	TATTTATTAA	TTTTCAATAT	CCTTATTATT	TTGGAGATCC	TGATAATTTT
Euglossa tridentata	TATTTATTAA	TTTTCAATAT	CCTTATTATT	TTGGAGATCC	TGATAATTTT
Euglossa cognata	TATTTATTAA	TTTTCAATAT	CCTTATTATT	TTGGAGATCC	TGATAATTTT
Euglossa analis	TATTTATTAA	TTTTCAATAT	CCTTATTATT	TTGGAGATCC	TGATAATTTT
Euglossa dressleri	TATTTATTAA	TTTTCAATAT	CCTTATTATT	TTGGAGATCC	GGATAATTCT
Euglossa maculilabris	TATTTATTAA	TTTTCAATAT	CCTTATTATT	TTGGAGATCC	TGATAATTTT
Euglossa cybelia	TATTTATTAA	TTTTCAATAT	CCTTATTATT	TTGGAGATCC	TGATAATTTT
Euglossa despecta	TATTTATTAA	TTTTCAATAT	CCTTATTATT	TTGGAGATCC	TGATAATTTT
Exaerete frontalis	TATTAATTAA	TTTACAATTT	CCATTTTTTT	TTAGAGATCC	TGATAATTTT
Exaerete smaragdina	TATGAYTTAA	TTTTCAATKT	CCATTTTTAT	TTAGAGATCC	TGATAATTTT
Eulaema cingulata	TTTTTTTAAA	TTTTCAATTT	CCTCATTTAT	TAAGTGACCC	AGATAATTTT
Eulaema nigrita	TATTTATAAA	TTTTCAATTT	CCATATTATT	TTAATGATCC	AGATAATTTT
Eulaema speciosa	TATTTATAAA	TATTTCAATTT	CCATATTATT	TTTTATGATTT	TGATAATTTT
Eulaema meriana	TATTTATAAA	TTTTCAATTA	CCTTATTATT	TTAGAGATCC	TGATAATTTT
Eufriesea schmidtiana	TATTTATAAA	TTTACAATAC	CCTTATTATT	TTAGAGATCC	AGATAATTTT
Eufriesea ornata	TATTTATAAA	TTTACAATAT	CCATATTATT	TTAGAGATCC	AGATAATTTT
Eulaema bombiformis	TATTTATAAA	TTTACAATAT	CCATATTATT	TTAGAGATCC	AGATAATTTT
Eufriesea rufocauda	TATTTATAAA	TTTTCAATAT	CCTTATTATT	TCAGAGATCC	AGATAATTTT
Eufriesea chrysopyga	TATTTATAAA	TTTTCAATAT	CCTTATTATT	TCAGAGATCC	AGATAATTTT
Eufriesea caerulescens	TATTTATAAA	TTTTCAATAT	CCATATTATT	TTAGAGATCC	AGATAATTTT
Eufriesea venusta	TATTTATAAA	TTTTCAATAT	CCTTATTATT	TTAGAGATCC	AGATAATTTT
Trigona hypogea	TATTTATTAA	CTTACAATAT	CCTTATATAT	TAAGAGATCC	AGATAATTTT
Melipona quadrifasciata	TTTTAATTAA	CCTTCAAAAT	CCTTATTTAT	TAAGAGATCC	AGATAATTTT

.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	...
605	615	625	635	

Centris inermis	AAAATTGCAA	ATTCTATTATC	AACACCNGCT	CATATTAAAC	CAG
Bombus pascuorum	AAAATTGCAA	ATCCAATAAA	TACTCCAAC	CATATTAAAC	CTG
Euglossa gorgonensis	AAMATMGCTA	ATTCTATAAT	TACTCCTGCT	CATATTAAAC	CAG
Euglossa dodsoni	AAAATAGCTA	ATTCTATAAT	TACTCCTGCT	CATATTAAAC	CAG
Euglossa crassipunctata	AAAATAGCTA	ATTCAATAAT	TACTCCTATT	CGTATTAAAG	CAG
Euglossa bursigera	AAAATAGCTA	ATTCAATAAT	TACACCAATT	CATATTAAAC	CNG
Euglossa allosticta	AAAATAGCTA	ATTCAATAAT	TACTCCAATT	CATATTAAAC	CAG
Euglossa decorata	AAAATAGCTA	ATTCTATAAT	TACGCCAATT	CATATTACAC	CNG
Euglossa imperialis 1	AAAATAGCTA	ATTCAATAGT	TACTCCTATT	CACATTRAGC	CAG
Euglossa imperialis 2	AAAATAGCTA	ACTCA-----	-----	-----	---
Euglossa flammea	AAAATAGCTA	ATTCTATAAT	TACTCCAATT	CATATTAAAC	CAG
Euglossa ignita	AAAATAGCTA	ATTCTATAAT	TACTCCTATT	CACATTAAAC	CAG
Euglossa chalybeata	AAAATAGCTA	ATTCTATAAT	TACTCCTATT	CACATTANAC	CNG
Euglossa asarophora	AAAATAGCTA	ATTCAATAGT	TACTCCTCTT	CACATTAAAC	CAG
Euglossa sapphirina	AAAATAGCTA	ATTCAATAAT	TACACCTATT	CATCNTAAAC	CAN
Euglossa mixta	AAAATAGCTA	ATTCAATAAT	TACACCTATT	CATNNTAAAC	CA-
Euglossa dissimula	AAAATAGCTA	ATTCAATAAT	TACTCCAATT	CATATTAAAC	CAG
Euglossa hansonii	AAAATAGCTA	ATTCAATAAT	TACCCCAATT	CATATTAAAC	CAG
Euglossa heterosticta	AAAATAGCTA	ATTCAATAAT	TACTCCAATT	CATATTAAAC	CAG
Euglossa tridentata	AAAATAGCTA	ATTCAATAAT	TACTCCAATT	CATATTAAAC	CAG
Euglossa cognata	AAAATAGCTA	ATTCAATAAT	TACACCTATT	CATATTAAAC	CAG
Euglossa analis	AAAATAGCTA	ATTCAATAAT	TACACCTATT	CATATT-CAC	CAG
Euglossa dressleri	AAAATAGNCA	ATTCAANTGNG	TCGGGCAACT	CATAATCACC	CC-
Euglossa maculilabris	AAAATAGCTA	ATTCAATAAT	TACACCAATT	CATATTAAAC	CAG
Euglossa cybelia	AAAATAGCTA	ATTCAATAAT	TACACCAATT	CATATTAAAC	CAG
Euglossa despecta	AAAATAGCTA	ATTCAATAAT	TACACCAATT	CATATTAAAC	CAG
Exaerete frontalis	AAAATAGCAA	ATTTCATAGT	AACCTCAATT	CATATTAAAC	CAG
Exaerete smaragdina	AAAATAGCAA	ATTCTATAAT	AACACCAATT	CATATTAMMC	CAG
Eulaema cingulata	AAAATAGCTG	ATAATACAAT	TACACCTAAA	CATATTAAAC	CAG
Eulaema nigrita	AAAATAGCTA	ATCCAATAAT	TACTCCRATT	CATATTAAAC	CAG
Eulaema speciosa	AAAGTAGCTA	ATCCTATAAT	TACTCCAATT	CATATTAMAC	CAG
Eulaema meriana	AAAATAGCTA	ATTCAATAAT	TACTCCAAA	CATATTAAAC	CAG
Eufriesea schmidtiana	AAAATTGCAA	ATTCAATAAT	TACACCAAAT	CATATTAAAC	CAG
Eufriesea ornata	AAAATAGCTA	ATTCAATAAT	TACACCAATT	CATATTAAAC	CAG
Eulaema bombiformis	AAAATAGCTA	ACCCA-----	-----	-----	---

Eufriesea rufocauda	AAAATAGCAA	ATTCAATAAT	TMCTCCTATT	CATATMMCC	CG-
Eufriesea chrysopyga	AAAATAGCAA	ATTCAATAAT	TACTCCTATT	CATATTAAAC	CAG
Eufriesea caerulescens	AAAATAGCAA	ATTCTATAAT	TACACCAATT	CATATTAAAC	CAG
Eufriesea venusta	AAAATAGCAA	ATTCAATAGT	AACACCTATT	CATATTAAAC	CAG
Trigona hypogea	AAAATAGCTA	ATCCTATAAT	TACTCCATCT	CATATTAAAC	CTG
Melipona quadrifasciata	AAAATAGCTA	ATTCAATAAT	TACTCCTTCT	CATATTAAAC	CTG

#### Anexo 4. Partição Efla: seqüências alinhadas (643 nucleotídeos) utilizadas para as análises.

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	5	15	25	35	45
Bombus terrestris	AACGTGGTAT	CACTATTGAT	ATTGCTCTGT	GGAAATTCGA	AACCTCAAAG
Apis dorsata	AACGAGGTAT	TACAATTGAT	ATTGCTTCGT	GGAAATTCGC	CACGTCAAAA
Apis mellifera	AACGTGGTAT	TACGATTGAT	ATTGCTTTGT	GGAAATTCGA	AACGTCAAAA
Centris cockerelli	-----	-----	-----	-----	-----
Exaerete sp.	-----GGTAT	TACCATTGAT	ATTGCCTTAT	GGAAATTTGC	CACTTCCAAG
Eulaema meriana	AACGTGGTAT	TACCATTGAC	ATTGCTTTGT	GGAAATTTGN	NACTTCCAAG
Eufriesea xantha	AACGGGGYAT	TACCATTGAC	ATTGCTTTAT	GGAAATTYGA	AACCTCCAAG
Euglossa imperialis	GACGTGGTAT	TACCATTGAC	ATTGCTTTAT	GGAAATTTGG	AACCTCCAAG
Euglossa championi	AACGTGGTAT	TACCATTGAC	ATTGCTTTAT	GGAAATTTGA	AACCTCCAAG
Euglossa intersecta 1	ACCGTGGTAT	TACCATTGAC	ATTGCTTTAT	GGAAATTTGA	AACCTCCAAG
Euglossa intersecta 2	AACGTGGTAT	TACCATTGAC	ATTGCTTTAT	GGAAATTTGA	AACCTCCAAG
Aglae caerulea	-----	-----	-----	-----	-----
Exaerete smaragdina	AACGTGGTAT	TACCATTGAC	ATTGCTTTAT	GGAAATTTGA	AACCTCCAAG
Eufriesea flaviventris	AACGTGGTAT	TACCATTGAC	ATTGCTTTAT	GGAAATTTGA	AACCTCCAAG
Eulaema polyzona	-ACGTGGTAT	TACCATTGAC	ATTGCTTTAT	GGAAATTTGC	CACCTCCAAG
Eulaema nigrita	AACGTGGTAT	TACCATTGAC	ATTGCTTTGT	GGAAATTTGA	AACCTCCAAG
Eulaema bombiformis	AACGTGGTAT	TACCATTGAC	ATTGCTTTGT	GGAAATTTGC	AACCTCCAAG
Eulaema speciosa	AACGTGGTAT	TACCATTGAC	ATTGCTTTGT	GGAAATTTGA	AACCTCCAAG
	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	55	65	75	85	95
Bombus terrestris	TACTATGTGA	CTATTATTGA	TGCTCCTGGA	CATAGAGATT	TCATCAAGAA
Apis dorsata	TACTATGTCA	CTATTATTGA	TGCTCCTGGA	CACAGAGATT	TCATCAAAAA
Apis mellifera	TACTATGTGA	CTATTATTGA	TGCTCCTGGA	CACAGAGATT	TCATCAAAAA
Centris cockerelli	-----	-----	-----	-----	-----
Exaerete sp.	TACTATGTGA	CTATTATTGA	TGCTCCTGGA	CACATAGATT	TCATCAAAAA
Eulaema meriana	TACTATGTGA	CTATTATTGA	TGCTCCTGGG	CACAGAGATT	TCATCAAAAA
Eufriesea xantha	CACTATGTGA	CTATTATTGA	GGCCCTGGG	CATAGAGATT	TCATCAAAAA
Euglossa imperialis	TACTATGTGA	CTATTATCGA	TGCTCCGGGG	CATAGAGATT	TCATCAAAAA
Euglossa championi	TACTATGTGA	CTATTATTGA	TGCTCCTGGG	CATAGAGATT	YCATCAAAAA
Euglossa intersecta 1	TACTATGTGA	CTATTATCGA	TGCTCCGGGG	CATAGAGATT	TCATCAAAAA
Euglossa intersecta 2	TACTATGTGA	CTATTATCGA	TGCTCCGGGG	CATAGAGATT	TCATCAAAAA
Aglae caerulea	-----	-----	-----	-----TT	TCATCAAGAA
Exaerete smaragdina	TACTATGTGA	CTATTATTGA	TGCTCCTGGA	CACAGAGATT	CCATCAAAAA
Eufriesea flaviventris	TACTATGTGA	CTATTATTGA	TGCTCCTGGG	CATAGAGATT	TCATCAAAAA
Eulaema polyzona	TACTATGTGA	CTATTATTGA	TGCTCCTGGG	CACAGAGATT	TCATCAAAAA
Eulaema nigrita	TACTATGTGA	CTATTATTGA	TGCTCCTGGG	CACAGAGATT	TCATCAAAAA
Eulaema bombiformis	TACTATGTGA	CTATTATTGA	TGCTCCTGGG	CACAGAGATT	TCATCAAAAA
Eulaema speciosa	TACTATGTGA	CTATTATTGA	TGCTCCTGGG	CACAGAGATT	TCATCAAAAA
	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	105	115	125	135	145
Bombus terrestris	CATGATTACC	GGTACATCTC	AAGCTGACTG	TGCTGTATTG	ATCGTTGCTG
Apis dorsata	CATGATTACT	GGTACCTCTC	AGGCTGATTG	TGCTGTATTG	ATTGTTGCTG
Apis mellifera	CATGATTACT	GGTACCTCTC	AGGCTGATTG	TGCTGTATTA	ATTGTTGCTG
Centris cockerelli	-----	-----	--GCTGACTG	TGCTGTATTG	ATCGTTGCTG
Exaerete sp.	CATGATTACT	GGTACCTCTC	AAGCTGACTG	TGCAGTATTA	ATTGTTGCTG
Eulaema meriana	CATGATTACT	GGNACCTCAC	AAGCTGACTG	TGCAGGATTA	ATTGTTGCTG
Eufriesea xantha	CATGATTACT	GGTACCTCAC	AAGTTGACTG	CGCAGTATTA	ATTGTTGCTG
Euglossa imperialis	CATGATTACC	GGTACCTCAC	AAGCTGACTG	TGCAGTATTA	ATTGTTGCTG
Euglossa championi	CATGATTACT	GGTACCTCAC	AAGCTGACTG	TGCAGTATTA	ATTGTTGCTG
Euglossa intersecta 1	CATGATTACT	GGTACCTCAC	AAGCTGACTG	TGCAGTATTA	ATTGTTGCTG
Euglossa intersecta 2	CATGATTACT	GGTACCTCAC	AAGCTGACTG	TGCAGTATTA	ATTGTTGCTG
Aglae caerulea	CATGATTACT	GGTACTTCAC	AAGCTGACTG	TGCAGTATTA	ATTGTTGCTG
Exaerete smaragdina	CATGATTACT	GGTACTTCAC	AAGCTGACTG	TGCAGTATTA	ATTGTTGCTG
Eufriesea flaviventris	CATGATTACT	GGTACCTCAC	AAGCTGACTG	TGCAGTATTA	ATTGTTGCTG
Eulaema polyzona	CATGATTACT	GGTACCTCAC	AGGCTGACTG	TGCAGTATTA	ATTGTTGCTG
Eulaema nigrita	CATGATTACT	GGTACCTCAC	AAGCTGACTG	TGCAGTATTA	ATTGTTGCTG
Eulaema bombiformis	CATGATTACT	GGTACCTCAC	AAGCTGACTG	TGCAGTATTA	ATTGTTGCTG
Eulaema speciosa	CATGATTACT	GGTACCTCAC	AAGCTGACTG	TGCAGTATTA	ATTGTTGCTG
	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	155	165	175	185	195
Bombus terrestris	CTGGTACTGG	TGAATTTGAA	GCTGGTATTT	CAAAGAATGG	ACAAACCCGT
Apis dorsata	CTGGTACTGG	AGAGTTTGAA	GCAGGCATTT	CAAAGAATGG	ACAAACTCGT
Apis mellifera	CTGGTACTGG	AGAGTTTCGAA	GCAGGCATTT	CAAAGAATGG	ACAAACTCGT

Centris cockerelli	CTGGTACTGG	CGAGTTTGAA	GCTGGTATAT	CAAAGAATGG	ACAAACTCGT
Exaerete sp.	CTGGTACTGG	CGAGTTTGAA	GCTGGTATTT	CAAAGAATGG	ACAANCCCGT
Eulaema meriana	CTGGNACTGG	CGAGTTTGAA	GCTGGTATTT	CAAAGAATGG	ACAAACCCGN
Eufriesea xantha	CTGGAActGG	CGAGTATGAA	GCTGGAATTT	CAAAGAANGG	ACAAACCCGG
Euglossa imperialis	CTGGTACTGG	CGAGTTTGAA	GCTGGTATTT	CAAAGAATGG	ACAAACCCGT
Euglossa championi	CTGGTACCGG	CGAGTTTGAA	GCTGGTATTT	CAAAGAATGG	ACAAACCCGT
Euglossa intersecta 1	CTGGTACTGG	CGAGTTTGAA	GCCGGTATTT	CAAAGAATGG	ACAAACCCGT
Euglossa intersecta 2	CTGGTACTGG	CGAGTTTGAA	GCCGGTATTT	CAAAGAATGG	ACAAACCCGT
Aglae caerulea	CTGGTACTGG	CGAATTTGAA	GCTGGTATTT	CAAAGAATGG	ACAAACCCGT
Exaerete smaragdina	CTGGTACTGG	CGAATTTGAA	GCTGGTATTT	CAAAGAATGG	ACAAACCCGG
Eufriesea flaviventris	CTGGTACTGG	CGAGTTTGAA	GCTGGTATTT	CAAAGAATGG	ACAAACCCGT
Eulaema polyzona	CTGGTACTGG	CGAGTTTGAA	GCTGGTATTT	CAAAGAATGG	ACAAACCCGT
Eulaema nigrata	CTGGTACTGG	CGAGTTTGAA	GCTGGTATTT	CAAAGAATGG	ACAAACCCGT
Eulaema bombiformis	CTGGTACTGG	CGAGTTTGAA	GCTGGTATTT	CAAAGAATGG	ACAAACCCGT
Eulaema speciosa	CTGGTACTGG	CGAGTTTGAA	GCTGGTATTT	CAAAGAATGG	ACAAACCCGT

.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
205	215	225	235	245

Bombus terrestris	GAGCATGCCC	TGCTTGCTTT	TACTCTTGGT	GTGAAACAAC	TCATTGTTGG
Apis dorsata	GAGCATGCTT	TGCTCGCTTT	TACTCTTGGT	GNAAAACAAT	TGATTGTTGG
Apis mellifera	GAGCATGCTT	TGCTCGCTTT	TACTCTTGGT	GTGAAACAAT	TGATTGTTGG
Centris cockerelli	GAGCATGCTC	TGCTTGCTTT	CACCTCTGGT	GTAAAACAGT	TGATTGTTGG
Exaerete sp.	GAGCATGCTT	TGCTTGCTTT	TACTCTTGGG	GAAAAACAGT	TGATTGTTGG
Eulaema meriana	GAGCATGCTC	TGCTCGCTTT	TACCCTTGGG	GAAAAACAAT	TAATTGTCGG
Eufriesea xantha	GAGCATGCTC	TGCTCGCTTT	TACTCTNGGA	GTAAAACAGT	TGATYGTGG
Euglossa imperialis	GAGCATGCTT	TGCTTGCTTT	TACTCTCGGG	GTAAAACAGT	TGATCGTTGG
Euglossa championi	GAGCATGCTT	TGCTTGCTTT	TACTCTCGGT	GTAAAACAGT	TGATCGTTGG
Euglossa intersecta 1	GAGCATGCTT	TGCTTGCTTT	TACTCTCGGT	GTAAAACAGT	TGATCGTTGG
Euglossa intersecta 2	GAGCATGCTT	TGCTTGCTTT	TACTCTCGGT	GTAAAACAGT	TGATCGTTGG
Aglae caerulea	GAGCATGCTT	TGCTTGCTTT	TACTCTTGGT	GTAAAACAGT	TGATTGTTGG
Exaerete smaragdina	GAGCATGCTT	TGCTTGCTTT	TACTCTTGGT	GTAAAACAGT	TGATTGTTGG
Eufriesea flaviventris	GAGCATGCTC	TGCTCGCTTT	TACTCTTGGT	GTAAAACAGT	TGATTGTTGG
Eulaema polyzona	GAGCATGCTC	TGCTTGCTTT	TACCCTTGGN	GTAAAACAAT	TGATTGTTGG
Eulaema nigrata	GAGCATGCTC	TGCTCGCTTT	TACCCTTGGT	GTAAAACAGT	TGATTGTTGG
Eulaema bombiformis	GAGCATGCTC	TGCTCGCTTT	TACCCTTGGN	GTAAAACAAT	TAATTGTTGG
Eulaema speciosa	GAGCATGCTC	TGCTCGCTTT	TACCCTTGGT	GTAAAACAAT	TGATTGTTGG

.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
255	265	275	285	295

Bombus terrestris	TGTTAATAAG	ATGGACTCCA	CTGAGCCACC	ATACTCTGAA	ACTCGATTTG
Apis dorsata	NGTTACCAAG	ATGGACTCCA	CTGAACCACC	ATATTCTGAA	ACCCGATTTG
Apis mellifera	TGTTAATAAG	ATGGACTCCA	CTGAACCACC	GTATTCTGAA	ACCCGATTTG
Centris cockerelli	TGTCAACAAG	ATGGATTCTA	CTGAGCCACC	ATACTCTGAA	ACCCGATTTG
Exaerete sp.	TGTTAACAAG	ATGGACTCCA	CTGAACCACC	ATACTCCGAA	GTCCGATTTG
Eulaema meriana	NGTTAACAAA	ATGGACTCCN	CCGAACCAGC	ATACTCTGAA	GTCCGATTTG
Eufriesea xantha	GGTTAACAAG	ATGGACTCCA	CTGAACCACC	ATACTCGGAA	GTCCGATTTG
Euglossa imperialis	TGTTAACAAG	ATGGACTCCA	CTGAGCCACC	ATATTCTGAA	GTCCGATTTG
Euglossa championi	TGTTAACAAG	ATGGACTCCA	CCGAGCCACC	GTATTCTGAA	GTCCGATTTG
Euglossa intersecta 1	TGTTAACAAG	ATGGACTCCA	CTGAGCCACC	ATATTCTGAA	GTCCGATTTG
Euglossa intersecta 2	TGTTAACAAG	ATGGACTCCA	CTGAGCCACC	ATATTCTGAA	GTCCGATTTG
Aglae caerulea	TGTTAACAAG	ATGGACTCCA	CTGAACCACC	ATACTCTGAA	GTCCGATTTG
Exaerete smaragdina	TGTTAACAAG	ATGGACTCCA	CTGAACCACC	ATACTCTGAA	GTCCGATTTG
Eufriesea flaviventris	TGTTAACAAG	ATGGACTCCA	CTGAACCACC	ATACTCTGAA	GTCCGATTTG
Eulaema polyzona	TGTTAACAAG	ATGGACTCCA	CCGAACCATC	ATACTCTGAA	GTCCGATTTG
Eulaema nigrata	TGTTAACAAG	ATGGATTCCA	CCGAACCACC	ATACTCTGAA	GTCCGATTTG
Eulaema bombiformis	TGTTAACAAA	ATGGACTCCA	CCGAACCAGC	ATACTCTGAA	GTCCGATTTG
Eulaema speciosa	TGTTAACAAG	ATGGACTCCA	CCGAACCACC	ATACTCTGAA	GTCCGATTTG

.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
305	315	325	335	345

Bombus terrestris	AGGAAATTAA	GAAAGAAGTA	TCATCTTACA	TTAAGAAGAT	TGGATACAAT
Apis dorsata	AAGAAATTAA	AAAGGAAGTG	TCATCTTACA	TTAAAAAAAT	TGGTTACAAT
Apis mellifera	AAGAAATTAA	AAAAGAAGTG	TCATCTTACA	TTAAAAAAAT	TGGTTACAAT
Centris cockerelli	AAGAAATCAA	AAAAGAAGTG	TCATCTTACA	TTAAGAAGAT	TGGTTACAAT
Exaerete sp.	AAGAAATTAA	AAAGGAAGTA	TCATCTTACA	TTAAGAAGAT	TGGTTACAAT
Eulaema meriana	AANAATTAA	AAAAGAAGNG	TCATCTTACA	TTAANAAGAT	TGGTTACAAT
Eufriesea xantha	AAGAAATTAA	AAAGGAAGTG	TCATCTTACA	TTAAGAAAAAT	TGGTTACAAT
Euglossa imperialis	AAGAAATTAA	GAAGGAAGTG	TCATCTTACA	TCAAGAAGAT	CGGTTACAAT
Euglossa championi	AAGAAATTAA	AAAGGAAGTG	TCATCTTACA	TTAAGAAGAT	CGGTTACAAT
Euglossa intersecta 1	AAGAAATTAA	AAAGGAAGTG	TCATCTTACA	TTAAGAAGAT	CGGTTACAAT
Euglossa intersecta 2	AAGAAATTAA	AAAGGAAGTG	TCATCTTACA	TTAAGAAGAT	CGGTTACAAT

Aglae caerulea	AAGAAATTAA	AAAGGAAGTC	TCATCTTACA	TTAAGAAGAT	TGGTTACAAT
Exaerete smaragdina	AAGAAATTAA	AAAGGAAGTC	TCATCTTACA	TTAAGAAGAT	TGGTTACAAT
Eufriesea flaviventris	AAGAAATTAA	GAAGGAAGNG	TCATCTTACA	TTAAAAAAT	TGGTTACAAT
Eulaema polyzona	AAGAAATTAA	AAAAGAAGTG	TCATCTTACA	TTAAGAAGAT	AGGTTACAAT
Eulaema nigrita	AAGAAATTAA	AAAAGAAGTG	TCATCTTACA	TTAAGAAGAT	TGGTTACAAT
Eulaema bombiformis	AAGAAATTAA	AAAAGAAGTG	TCATCTTACA	TTAAGAAGAT	TGGTTACAAT
Eulaema speciosa	AAGAAATTAA	AAAAGAAGTG	TCATCTTACA	TTAARAARAT	TGGTTACAAT

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	355	365	375	385	395
Bombus terrestris	CCTGTTGCGG	TAGCATTTGT	GCCAATTTCT	GGTTGGCATG	GAGATAATAT
Apis dorsata	CCAGCAGCAG	TTGCATTTGT	GCCAATTTCT	GGTTGGCATG	GARATAATAT
Apis mellifera	CCAGCTGCAG	TTGCATTTGT	GCCAATTTCT	GGTTGGCATG	GAGATAATAT
Centris cockerelli	CCTGCTGCGG	TTGCATTTGT	GCCAATTTCT	GGCTGGCACG	GAGACAATAT
Exaerete sp.	CCTGCTGGAG	TAGCGTTTGT	GCCAATTTCT	GGTTGGCATG	GAATAATAT
Eulaema meriana	CCTGCTGGAG	NAGCATTTGN	GCCAATTTCT	GGTTGGCACG	GAATAATAT
Eufriesea xantha	CCTGCTGGAG	TAGCATTTGT	GCCAATTTCT	GGYTGGCATG	GAGATAACAT
Euglossa imperialis	CCTGCTGGAG	NAGCATTTGT	GCCAATTTCT	GGTTGGCACG	GAGATAATAT
Euglossa championi	CCTGCTGGAG	TAGCATTTGT	GCCAATTTCT	GGTTGGCACG	GAGATAATAT
Euglossa intersecta 1	CCTGCTGGAG	TAGCATTTGT	GCCAATTTCT	GGTTGGCACG	GAATAATAT
Euglossa intersecta 2	CCTGCTGGAG	TAGCATTTGT	GCCAATTTCT	GGTTGGCACG	GAGATAATAT
Aglae caerulea	CCTGCCGGAG	TAGCATTTGT	GCCAATTTCT	GGTTGGCATG	GAGATAATAT
Exaerete smaragdina	CCTGCCGGAG	TAGCATTTGT	GCCAATTTCT	GGTTGGCATG	GAGATAATAT
Eufriesea flaviventris	CCTGCTGGAG	TAGCATTTGT	GCCAATTTCT	GGTTGGCATG	GAGATAACAT
Eulaema polyzona	CCTGCTGGAG	TAGCATTTGT	GCCAATTTCT	GGTTGGCATG	GAATAATAT
Eulaema nigrita	CCTGCTGGAG	TAGCATTTGT	GCCAATTTCT	GGTTGGCATG	GAATAATAT
Eulaema bombiformis	CCTGCTGGAG	TAGCATTTGT	GCCAATTTCT	GGTTGGCATG	GAGATAATAT
Eulaema speciosa	CCTGCTGGAG	TAGCATTTGT	GCCAATTTCT	GGTTGGCATG	GAATAATAT

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	405	415	425	435	445
Bombus terrestris	GTTGGAGGTT	TCTGAAAAA	TGCCTTGTT	CAAGGGATGG	ACTGTCYAAC
Apis dorsata	GCTGGAAGTT	TCTTCAAAAA	TGCCTTGTT	TAAGGGATGG	ACTGTTGAGC
Apis mellifera	GTTGGAAGTT	TCTTCAAAAA	TGCCTTGTT	TAAGGGATGG	ACGGTTGAAC
Centris cockerelli	GTTGGAGGCA	TCTTCAAGA	TGCCTTGTT	CAAGGGATGG	GTGTTGAGC
Exaerete sp.	GTTGGAGATT	TCTTCAAAAA	TGCCTTGTT	CAAGGGATGG	ACTGTGGAAC
Eulaema meriana	GTTGGAGATT	TCTTCAAAAA	TGCCTTGTT	CAAGGGATGG	ACTGTAGAAC
Eufriesea xantha	GTTAAAGATT	TCTTCAAAAA	TGCCTTGTT	CAAGGGATGG	ACTGTGGAAC
Euglossa imperialis	GTTGGAGATT	TCTTCAAAAA	TGCCTTGTT	CAAGGGATGG	ACCGGGGAAC
Euglossa championi	GTTGGAGATT	TCTTCAAAAA	TGCCTTGTT	CAAGGGATGG	ACTGTGGAAC
Euglossa intersecta 1	GTTGGAGATT	TCTTCAAAAA	TGCCTTGTT	CAAGGGATGG	ACTGTGGAAC
Euglossa intersecta 2	GTTGGAGATT	TCTTCAAAAA	TGCCTTGTT	CAAGGGATGG	ACTGTGGAAC
Aglae caerulea	GTTGGAGATT	TCTTCAAAAA	TGCCTTGTT	CAAGGGATGG	ACTGTGGAAC
Exaerete smaragdina	GTTGGAGATT	TCTTCAAAAA	TGCCTTGTT	CAAGGGATGG	ACTGTGGAAC
Eufriesea flaviventris	GTTAAAGATT	TCTTCAAAAA	TGCCTTGTT	CAAGGGATGG	ACTGTGGAAC
Eulaema polyzona	GTTGGAGATT	TCTTCAAAAA	TGCCTTGTT	CAAGGGATGG	ACTGTGGAAC
Eulaema nigrita	GTTGGAGATT	TCTTCAAAAA	TGCCTTGTT	CAAGGGTGG	ATTGTGGAAC
Eulaema bombiformis	GTTGGAGATT	TCTTCAAAAA	TGCCTTGTT	CAAGGGATGG	ACTGTAGAAC
Eulaema speciosa	GTTGGAGATT	TCTTCAAAAA	TGCCTTGTT	CAAGGGATGG	ACTGTGGAAC

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	455	465	475	485	495
Bombus terrestris	GCAAGGAAGG	YAAAGTYGAA	GGAAAATGCC	TCATTGAAGC	TCTTGATGCC
Apis dorsata	GTAAGAAGG	AAAAGTTGAA	GGAAAATGTC	TCATTGAAGC	GCTGGATGCT
Apis mellifera	GTAAGAAGG	AAAAGTTGAA	GGAAAATGTC	TCATTGAAGC	GCTTGATGCT
Centris cockerelli	GTAAGGAGGG	TAAAGTTGAA	GGAAAATGTC	TTATTGAAGC	ACTCGATGCT
Exaerete sp.	GTAAGGAAAA	CAAAGTTGAA	GGAAAATGCC	TTATTGAAGC	ACTTGATGCC
Eulaema meriana	GTAAGGAAAG	TAAAGTTGAA	GGAAAATGCC	TTATTGAANC	GCTTGATGCC
Eufriesea xantha	GTAAGAAGG	TAAAGTTGAA	GGAAAATGCC	TTATTGAAGC	ACTTGATGCC
Euglossa imperialis	GTAAGAAGG	TAAAGTTGAG	GGAAAATGCC	TTATTGAAGC	GCTTGACGCC
Euglossa championi	GTAAGAAGG	TAAAGTTGAA	GGAAAATGCC	TTATTGAAGC	GCTTGACGCC
Euglossa intersecta 1	GTAAGAAGG	TAAAGTTGAA	GGAAAATGCC	TTATTGAAGC	GCTTGACGCC
Euglossa intersecta 2	GTAAGAAGG	TAAAGTTGAA	GGAAAATGCC	TTATTGAAGC	GCTTGACGCC
Aglae caerulea	GTAAGAAGG	TAAAGTTGAG	GGAAAATGCC	TTATTGAAGC	GCTTGACGCC
Exaerete smaragdina	GTAAGAAGG	TAAAGTTGAG	GGAAAATGCC	TTATTGAAGC	GCTTGACGCC
Eufriesea flaviventris	GTAAGAAGG	TAAAGTTGAA	GGAAAATGCC	TTATTGAAGC	ACTTGATGCC
Eulaema polyzona	GTAAGAAGG	TAAAGTTGAA	GGAAAATGCC	TTATTGAAGC	GCTTGACGCC
Eulaema nigrita	GTAAGAAGG	TAAAGTTGAA	RGRAAATGCT	TTATTGAAGC	GCTTGATGCC
Eulaema bombiformis	GTAAGAAGG	TAAAGTTGAA	GGAAAATGCC	TTATTGAAGC	GCTTGACGCC
Eulaema speciosa	GTAAGAAGG	TAAAGTTGAA	GGAAAATGCC	TTATTGAAGC	GCTTGACGCC



	.... ....  505	.... ....  515	.... ....  525	.... ....  535	.... ....  545
Bombus terrestris	ATTCTTCCAC	CTACTAGGCC	TACAGACAAG	GCTCTCGTC	TTCCCTTTCA
Apis dorsata	ATTCTTCCAC	CTACTAGACC	TACAGACAAG	GCTCTCCGTC	TTCTCTTTCA
Apis mellifera	ATTCTTCCAC	CTACTAGACC	TACAGACAAG	GCTCTCCGTC	TTCTCTTTCA
Centris cockerelli	ATTCTTCCAC	CTACAAGACC	CACAGACAAG	GCTCTCCGTC	TTCTCTTTCA
Exaerete sp.	ATTCTTCCAC	CATCTAAACC	TACAGACAAG	GCTCTTCGTC	TTCTCTTTCA
Eulaema meriana	ATTCTTCCAC	CATCTAGACC	TACAGACAAG	GCTCTCCGTC	TTCTCTTTCA
Eufriesea xantha	ATTCTTCCAC	CATCTAGACC	TACGGACAAG	GCTCTCCGTC	TTCTCTTTCA
Euglossa imperialis	ATTCTTCCAC	CATCTAGACC	TACGGACAAG	GTTCTCCGTC	TTCTCTTTCA
Euglossa championi	ATTCTTCCAC	CATCTAGACC	TACGGACAAG	GCTCTCCGTC	TTCTCTTTCA
Euglossa intersecta 1	TTTCTTCCAC	CATCTAGACC	TACGGACAAG	GCTCTCCGTC	TTCTCTTTCA
Euglossa intersecta 2	ATTCTTCCAC	CATCTAGACC	TACGGACAAG	GCTCTCCGTC	TTCTCTTTCA
Aglae caerulea	ATTCTTCCNC	CATCTAGACC	TACAGACAAG	GCTCTCCGTC	TTCTCTTTCA
Exaerete smaragdina	ATTCTTCCAC	CATCTAGACC	TACAGACAAG	GCTCTCCGTC	TTCTCTTTCA
Eufriesea flaviventris	ATTCTTCCAC	CATCTAGACC	TACGGACAAG	GCTCTCCGTC	TTCTCTTTCA
Eulaema polyzona	ATTCTTCCAC	CATCTAGACC	TACAGACAAG	GCTCTCCGTT	TTCCACTTTCA
Eulaema nigrita	ATTCTTCCAC	CGTCTAGACC	TACAGACAAG	GCTCTCCGTC	TTCTCTTTCA
Eulaema bombiformis	ATTCTTCCAC	CATCTAGACC	TACAGACAAG	GCTCTCCGTC	TTCTCTTTCA
Eulaema speciosa	TTTCTTCCAC	CATCTAGACC	TACAGACAAG	GCTCTCCGTC	TTCTCTTTCA

	.... ....  555	.... ....  565	.... ....  575	.... ....  585	.... ....  595
Bombus terrestris	GGCAAGTTCC	CCATCGAATT	CCATAGTTTT	TATCACTACA	TGATGATAAC
Apis dorsata	GGAAGATTTT	TTATAAAATA	AAAGTATTTT	TATCTTTTTA	TGATGATATC
Apis mellifera	GGTAAATTTT	TAATAAAATT	AAATATTTTT	TATTTTTTTA	TGATGATATC
Centris cockerelli	AGTAGGTTTC	TGACATAAAT	CAGTAATTTG	TGTTTCTTTA	TGATGATAAT
Exaerete sp.	GGTAAATTTT	TGGTAGACTT	CAATAGTCTT	TAA-TTTTTA	TGATGATAAA
Eulaema meriana	AGTAAGTTTT	TGGCANAATT	CAGGAGTCTT	CAATTTTTTT	TGAGGAAAAA
Eufriesea xantha	AGTAAGTTTT	TGGTAGAATT	CAATAGTCTT	TAATTTTTTG	NGAGGATAAA
Euglossa imperialis	AGTAAGTTTT	TGGTAGAATT	CGATAGTCTT	TAATTTTTTT	TGATGATAAA
Euglossa championi	AGTAAGTTTT	TGGTAGAATT	CGATAATCTT	TAATTTTTTT	TGATGATAAA
Euglossa intersecta 1	AGTAAGTTTT	TGGTAGAATT	CGATAGTCTT	TAATTTTTTT	TGATGATAAA
Euglossa intersecta 2	AGTAAGTTTT	TGGTAGAATT	CGATAGTCTT	TAATTTTTTT	TGATGATAAA
Aglae caerulea	AGTAAGTTTT	TGGTACAATT	CAATAGTCTT	TAATTTTTTT	TGATGATAAA
Exaerete smaragdina	AGTAAGTTTT	TGGTACAATT	CAATAGTCTT	TAATTTTTTT	TGATGATAAA
Eufriesea flaviventris	AGTAAGTTTT	TGGTAGAATT	CAATAGTCTT	TAATTTTTTT	TGATGATAAA
Eulaema polyzona	AGTAAGTTTT	TGGCAGAATT	CAGAAGTCTT	TAATTTTTTT	TGATGATAAA
Eulaema nigrita	AGTAAGTTTT	TAGCAGAATT	CAGTAGTCTT	TAATTTTTTT	TGATGATAAA
Eulaema bombiformis	AGTAAGTTTT	TGGCAGAATT	CAGTAGTCTT	CAATTTTTTT	TGATGATAAA
Eulaema speciosa	AGTAAGTTTT	TGGCAGAATT	CAGAAGTCTT	TAATTTTTTT	TGATGATAAA

	.... ....  605	.... ....  615	.... ....  625	.... ....  635	...
Bombus terrestris	ATTATTGCCT	CATTGCGGGT	TCCCACCGGA	GAATTTTCTA	ACT
Apis dorsata	ATTATTTGCT	CATTCCCGGT	TTCCACCGGA	AGAAA-----	---
Apis mellifera	ATTATTTTCT	CATTGCGGGT	TTCCACCGGA	GAATTTTATT	ATT
Centris cockerelli	ATTATTCGCT	CATTGCGGGT	TTCCACCGGA	GAATTTTATA	ATT
Exaerete sp.	ATTATTCGCT	CATTGCGGGT	TTCCACCGGA	GAATTTTATA	ATT
Eulaema meriana	ATTNTTCCCN	CCTTCGCGGT	TTCCCCCGGA	GAATTTTATA	ATT
Eufriesea xantha	CTTATTCGCT	CATTGCGGGT	TTCCACCGGA	GAATTTTATA	ATT
Euglossa imperialis	ATTATTCCTT	CATTGCGGGT	TTTC-CCGGA	GAATTTTATA	ATT
Euglossa championi	ATAATTCCTT	CATTGCGGGT	TTTCCCCGGA	GRANTTTTATA	ATT
Euglossa intersecta 1	ATTATTCCTT	CATTGCGGGT	TTTCCCCGGA	GAATTTTATA	ATT
Euglossa intersecta 2	ATTATTCCTT	CATTGCGGGT	TTTCACCGGA	GAATTTTATA	ATT
Aglae caerulea	ATTATTCGCT	CATTGCGGGT	TTCCGCCGGA	GAATTTTGTA	ATT
Exaerete smaragdina	ATTATTCGCT	CATTGCGGGT	TTCCACCGGA	GAATTTTGTA	ATT
Eufriesea flaviventris	CTTATTCGCT	CATTGCGGGT	TTCCACCGG-	-----	---
Eulaema polyzona	ATTATTCGCT	CATTGCGGGT	TTCCCCCGGR	GAATTTTATA	ATT
Eulaema nigrita	ATTATTCGCT	CATTGCGGGT	TTCCACCGGA	GAATTTTATA	ATT
Eulaema bombiformis	ATTATTCGCT	CATTGCGGGT	TTCCACCGGA	GAATTTTATT	ATT
Eulaema speciosa	ATTATTCGCT	CATTGCGGGT	TTCCACCGGA	GAATTTTATA	ATT

# Anexo 5. Partição LwRh: seqüências alinhadas (605 nucleotídeos) utilizadas para as análises.

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	5	15	25	35	45
Centris cockerelli	CTGCCAAATT	TACGCGATGT	TGGGCTCCTT	GTTCCGATGT	GGCTCCATTT
Bombus terrestris	CTGTCAAAGT	TACGCAATGT	TGGGCTCCTT	GTTCCGATGT	GGCTCCATAT
Melipona sp.	CTGTCAAATT	TACGCAATGT	TGGGCTCGTT	GTTCCGATGT	GGCTCCATAT
Euglossa championi	CTGTCAAATC	TATGCAATGT	TGGGTTCCCT	GTACGGATGT	AGCTCCATAT
Euglossa bidentata	CTGTCAAATC	TATGCAATGT	TGGGTTCCCT	GTACGGATGT	AGCTCCATAT
Euglossa imperialis	CTGTCAAATC	TATGCAATGT	TGGGTTCCCT	GTACGGATGT	AGCTCCATAT
Euglossa intersecta	CTGTCAAATC	TATGCAATGT	TGGGTTCCCT	GTACGGATGT	AGCTCCATAT
Exaerete frontalis	CTGTCAAAGT	TATGCAATGT	TGGGCTCCTT	GTTCCGATGT	GGCTCCATTT
Exaerete smaragdina	CTGTCAAAGT	TATGCAATGT	TGGGCTCCTT	GTTCCGATGT	GGCTCCATTT
Exaerete sp.	CTGTCAAAGT	TATGCAATGT	TGGGCTCCTT	GTTCCGATGT	GGCTCCATTT
Eulaema nigrita	TTGTCAAAGT	TATGCAATGT	TGGGCTCCTT	GTTCCGATGT	GGCTCCATAT
Eulaema polyzona	CTGTCAAAGT	TATGCAATGT	TGGGCTCCTT	GTTCCGATGT	GGCTCCATAT
Eulaema meriana	CTGTCAAAGT	TATGCAATGT	TGGGCTCCTT	GTTCCGATGT	GGCTCCATAT
Eulaema peruviana	CTGTCAAAGT	TATGCAATGT	TGGGCTCCTT	GTTCCGATGT	GGCTCCATAT
Eulaema speciosa	CTGTCAAAGT	TATGCAATGT	TGGGCTCCTT	GTTCCGATGT	GGCTCCATAT
Eulaema polychroma	----AAATA	TATGCAATGT	TGGGCTCCTT	GTCCGGATGT	GGCTCCATAT
Eulaema cingulata	TTTCCAAATC	TATGCAATGT	TGGGCTCCTT	GTTCCGATGT	GGCTCCATAT
Eulaema mocsaryi	--TCCAAATC	TATGCAATGT	TGGGCTCCTT	GTTCCGATGT	GGCTCCATAT
Eufriesea caerulea	CTGTCAAAGT	TATGCAATGT	TGGGCTCCTT	GTTCCGATGT	AGCTCCATAT
Eufriesea flaviventris	CTGTCAAAGT	TATGCAATGT	TGGGCTCCTT	GTTCCGATGT	GGCTCCATAT
Eufriesea xantha	CTGTCAAAGT	TATGCAATGT	TGGGCTCCTT	GTTCCGATGT	GGCTCCATAT
Aglae caerulea	TTGTGAAGT	TACGCGATGT	TGGGCTCCTT	GTTCCGATGT	GGCTCCATTT
Apis dorsata	CTGTCAAATC	TATGCGATGT	TGGGCTCCTT	GTTCCGATGT	GGCTCCATTT
Apis mellifera	-TGTCAAATC	TACGCGATGT	TGGGCTCCTT	GTTCCGATGT	GGCTCCATTT
	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	55	65	75	85	95
Centris cockerelli	GGACGATGAC	AATGATTGCA	TTCGACAGGT	ACAATGTGAT	CGTAAAAGGT
Bombus terrestris	GGACGATGAC	GATGATCGCA	TTCGATAGGT	ACAACGTGAT	CGTCAAAGGT
Melipona sp.	GGACGATGAC	GATGATTGCG	TTCGATAGAT	ACAATGTGAT	CGTTAAAGGC
Euglossa championi	GGACGATGAC	TATGATTGCA	TTCGATAGGT	ACAATGTGAT	CGTGAAAGGA
Euglossa bidentata	GGACGATGAC	TATGATTGCA	TTCGATAGGT	ACAATGTGAT	CGTGAAAGGA
Euglossa imperialis	GGACGATGAC	TATGATTGCA	TTTGATAGGT	ACAATGTGAT	CGTGAAAGGA
Euglossa intersecta	GGACGATGAC	TATGATTGCA	TTTGATAGGT	ACAATGTGAT	CGTGAAAGGA
Exaerete frontalis	GGACGATGAC	TATGATTGCA	TTTGATAGGT	ACAATGTGAT	CGTGAAAGGA
Exaerete smaragdina	GGACGATGAC	TATGATTGCA	TTTGATAGGT	ACAATGTGAT	CGTGAAAGGA
Exaerete sp.	GGGCGATGCC	TATGATTGCA	TTTGATAGGT	ACAATGTGAT	CGTGAAAGGA
Eulaema nigrita	GGACGATGAC	TATGATTGCA	TTTGACAGGT	ACAATGTGAT	CGTGAAAGGA
Eulaema polyzona	GGACGATGAC	TATGATTGCA	TTTGACAGGT	ACAATGTGAT	CGTGAAAGGA
Eulaema meriana	GGACGATGAC	TATGATTGCA	TTTGACAGGT	ACAATGTGAT	CGTGAAAGGA
Eulaema peruviana	GGACGATGAC	TATGATTGCA	TTTGACAGGT	ACAATGTGAT	CGTGAAAGGA
Eulaema speciosa	GGACGATGAC	TATGATTGCA	TTTGACAGGT	ACAATGTGAT	CGTGAAAGGA
Eulaema polychroma	GGACGATTAC	TATGATTGCA	TTTGACAGAT	ACAATGTGAT	CGTGAAAGGA
Eulaema cingulata	GGACGATGAC	TATGATTGCA	TTTGACAGGT	ACAATGTGAT	CGTGAAAGGA
Eulaema mocsaryi	GGACGATGAC	TATGATTGCA	TTTGACAGGT	ACAATGTGAT	CGTGAAAGGA
Eufriesea caerulea	GGACGATGAC	TATGATTGCA	TTTGACAGGT	ACAATGTGAT	CGTGAAAGGA
Eufriesea flaviventris	GGACGATGAC	TATGATTGCA	TTTGACAGGT	ACAATGTGAT	CGTGAAAGGA
Eufriesea xantha	GGACGATGAC	TATGATTGCC	TTTGACAGGT	ACAATGTGAT	CGTGAAAGGA
Aglae caerulea	GGACGATGAC	AATGATCGCA	TTCGACAGAT	ACAACGTAAAT	AGTTAAAGGT
Apis dorsata	GGACAATGAC	GATGATCGCA	TTCGATAGAT	ATAATGTAAAT	CGTGAAAGGT
Apis mellifera	GGACAATGAC	GATGATCGCA	TTCGACAGAT	ACAACGTAAAT	CGTGAAAGGT
	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	105	115	125	135	145
Centris cockerelli	TTATCTGGTA	AACCATTGAC	CATTAACGGA	GCTCTCCTAC	GTATACTGGG
Bombus terrestris	TTATCTGGTA	AGCCATTGAC	CATTAACGGA	GCTCTCCTTC	GTATACTGGG
Melipona sp.	TTATCCGGTA	GGCCATTAAAC	CATTAACGGA	GCTCTCCTCC	GTATACTGGG
Euglossa championi	CTGTCTGGYA	AACCATTATC	CATCAACGGA	GCTCTCATCC	GTATAGTGGG
Euglossa bidentata	CTGTCTGGYA	AACCATTATC	CATCAACGGA	GCTTTCATCC	GTATAGTGGG
Euglossa imperialis	CTGTCTGGTA	AACCATTATC	CATCAACGGA	GCTCTCATCC	GTATAGTGGG
Euglossa intersecta	CTGTCTGGTA	AACCATTATC	CATCAACGGA	GCTCTCATCC	GTATAGTGGG
Exaerete frontalis	CTATCTGGTA	AACCATTATC	TATCAACGGA	GCTCTCATCC	GTATAGTGGG
Exaerete smaragdina	CTATCTGGTA	AACCATTATC	TATCAACGGA	GCTCTCATCC	GTATAGTGGG
Exaerete sp.	CTATCTGGTA	AACCATTATC	TATCAACGGA	GCTCTCATCC	GTATAGTGGG
Eulaema nigrita	CTATCTGGTA	AACCATTATC	CATCAACGGA	GCTCTCATCC	GTATAGTGGG
Eulaema polyzona	CTATCTGGYA	AACCATTATC	CATCAACGGA	GCTCTCATCC	GTATAGTGGG

Eulaema meriana	CTATCTGGTA	AACCATTATC	CATCAACGGA	GCTCTCATCC	GTATAGTGGG
Eulaema peruviana	CTATCTGGTA	AACCATTATC	CATCAACGGA	GCTCTCATCC	GTATAGTGGG
Eulaema speciosa	CTATCTGGTA	AACCATTATC	CATCAACGGA	GCTCTCATCC	GTATAGTGGG
Eulaema polychroma	CTATCTGGTA	AACCATTATC	CATCAACGGA	GCTCTCATCC	GTATAGTGGG
Eulaema cingulata	CTATCTGGTA	AACCATTATC	CATCAACGGA	GCTCTCATCC	GTATAGTGGG
Eulaema mocsaryi	CTATCTGGTA	AACCATTATC	CATCAACGGA	GCTCTCATCC	GTATAGTGGG
Eufriesea caerulescens	CTATCTGGTA	AACCATTATC	TATCAACGGA	GCTCTTATCC	GTGTAGTGGG
Eufriesea flaviventris	CTATCTGGTA	AACCATTATC	TATCAACGGG	GCTCTCATCC	GTATAGTGGG
Eufriesea xantha	CTGTCTGGTA	AACCATTATC	TATCAACGGA	GCTCTCATCC	GTATAGTGGG
Aglae caerulea	TTATCCGGGA	AGCCGTGTGC	CATTAATGGA	GCACTCATCC	GTATTGTGGG
Apis dorsata	TTATCTGGTA	AACCCTGTGC	CATTAATGGA	GCTCTCCTTC	GTATAATAGC
Apis mellifera	TTATCCGGTA	AACCCTGTGC	CATTAATGGG	GCTCTCATTC	GTATAATAGC

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	155	165	175	185	195
Centris cockerelli	TATATGGTTG	TTCTCCTTGA	TATGGACTGT	CGCACCTATG	TTAGGCTGGA
Bombus terrestris	GATATGGTTG	TTCTCCCTGA	TTTGGACTAT	CGCACCTATG	TTTGGCTGGA
Melipona sp.	CATATGGGCG	TTCTCTCTAG	TTTGGACGAT	CGCGCCTATG	GTAGGCTGGA
Euglossa championi	CATCTGGTTG	TTCTCTCTGG	GTTGGACCAT	CGCACCCGTA	TTAGGCTGGA
Euglossa bidentata	CATCTGGTTG	TTCTCTCTGG	GTTGGACCAT	CGCACCCGTA	TTAGGCTGGA
Euglossa imperialis	CATCTGGTTA	TTCTCTCTGG	GTTGGACCAT	CGCACCCGTA	TTAGGCTGGA
Euglossa intersecta	CATCTGGATA	TTCTCTCTGG	GTTGGACCAT	CGCACCCGTA	TTAGGCTGGA
Exaerete frontalis	CGTCTGGTTA	TTCTCTCTTG	GTTGGACCAT	CGCACCTATG	TTAGGCTGGA
Exaerete smaragdina	CGTCTGGTTA	TTCTCTCTTG	GTTGGACCAT	CGCACCTATG	TTAGGCTGGA
Exaerete sp.	CGTCTGGTTA	TTCTCTCTTG	GTTGGACCAT	CGCACCTATG	TTAGGCTGGA
Eulaema nigrita	CATCTGGTTG	TTTTCTCTAG	GTTGGACCAT	CGCACCAATG	TTAGGCTGGA
Eulaema polyzona	CATCTGGTTG	TTCTCTCTGG	GTTGGACCAT	CGCACCAATG	TTAGGCTGGA
Eulaema meriana	CATCTGGTTG	TTCTCTCTGG	GTTGGACCAT	CGCACCAATG	TTAGGCTGGA
Eulaema peruviana	CATCTGGTTG	TTCTCTCTGG	GTTGGACCAT	CGCACCAATG	TTAGGCTGGA
Eulaema speciosa	CATCTGGTTG	TTCTCTCTGG	GTTGGACCAT	CGCACCAATG	TTAGGCTGGA
Eulaema polychroma	CATCTGGTTG	TTCTCTCTAG	GTTGGACCAT	CGCACCAATG	TTAGGCTGGA
Eulaema cingulata	CATCTGGTTG	TTCTCTCTGG	GTTGGACCAT	CGCACCAATG	TTAGGCTGGA
Eulaema mocsaryi	CATCTGGTTG	TTCTCTCTGG	GTTGGACCAT	CGCACCAATG	TTAGGCTGGA
Eufriesea caerulescens	CATCTGGTTG	TTCTCTCTGG	GTTGGACCAT	TGCACCTATA	TTAGGCTGGA
Eufriesea flaviventris	CATCTGGTTG	TTCTCTCTGG	GTTGGACCAT	CGCACCTATG	TTAGGCTGGA
Eufriesea xantha	CATCTGGTTG	TTCTCTCTGG	GTTGGACCAT	CGCACCTATG	TTAGGCTGGA
Aglae caerulea	TATTTGGCTG	TTCTCTCTAG	GATGGACGAT	CGCACCTATG	TTTGGCTGGA
Apis dorsata	TATATGGTTG	TTCTCTCTCT	TATGGACTAT	TGCACCTATG	TTTGGCTGGA
Apis mellifera	TATATGGTTG	TTCTCTCTCG	GATGGACTAT	TGCACCTATG	TTTGGCTGGA

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	205	215	225	235	245
Centris cockerelli	ATCGGTAAAT	CTTTTGATCG	TGATAACATC	GCGACGAACA	AGATGTATAA
Bombus terrestris	ATAGGTAAAT	TTCTCATTCG	AGGATTGATT	ACGAGTAACG	AACT--TGA
Melipona sp.	ACAGGTAAAT	CACTCACTCG	AAAGTTGATT	ACGAATAACA	AAATGTATGA
Euglossa championi	ATCGGTAAAT	TCTATAACCA	ATAACGAATA	GCCAATAACG	AAATCTATGG
Euglossa bidentata	ATCGGTAAAT	TCC-----CG	AGGATACATT	AGCAATAACG	AAATCTATGG
Euglossa imperialis	ATCGGTAAAT	TCTTATCCGG	AGAATACATT	AGGAATAACG	AAATCTATGG
Euglossa intersecta	ATCGGTAAAT	TCT-----CG	AGAATACATT	ACGAATAAACC	AAATCTATGC
Exaerete frontalis	ACCGGTAAAT	TCTTTATTCG	GGGATAGATT	ACGAGTAACG	AAATGTATGG
Exaerete smaragdina	ACCGGTAAAT	TCTTTATTCG	GGGATAGATT	TCGAGTAACG	AAATGTATGG
Exaerete sp.	ACCGGTAAAT	TCTTTATTCG	GGGATAGATT	TCGAGTAACG	AAATGTATGG
Eulaema nigrita	ATCGGTAAAT	TTTTTACCCG	AGAATAGATT	ACCAATAACG	AAACATATGG
Eulaema polyzona	ATCGGTAAAT	TTTTTACCCG	GGAATAGATT	ACCAATAACG	AAATGTATGG
Eulaema meriana	ATCGGTAAAT	TTTTTACCCG	GGAATAGATT	ACCAATAACG	AAATGTATGG
Eulaema peruviana	ATCGGTAAAT	TTTTTACCCG	GGAATAGATT	ACCAATAACG	AAATGTATGG
Eulaema speciosa	ATCGGTAAAT	TTTTTACCCG	GGAATAGATT	ACCAATAACG	AAATGTATGG
Eulaema polychroma	ATCGGTAAAT	TTTTTACCCG	AGAATAGATT	ACCAATAACG	AAATGTATGG
Eulaema cingulata	ATCGGTAAAT	TTTTTACCCG	AGAATAGATT	ACCAATAACG	AAATGTATGG
Eulaema mocsaryi	ATCGGTAAAT	TTTTTACCCG	AGAATAGATT	ACCAATAACG	AAATGTATGG
Eufriesea caerulescens	ATCGGTAAAT	TCTTTAGATT	ATAATAGATT	ACCAATAACG	AAATGTATGA
Eufriesea flaviventris	ATCGGTAAAT	CCTTTACTCG	AAAATAGATT	TCCAATAACG	AAATGTATGA
Eufriesea xantha	ATCGGTAAAT	TCTTTACTCG	AAAATAGATT	ACCAATAACG	AAATGTATGA
Aglae caerulea	ATCGGTAAAC	ATTCTTAGCG	GCGATCGATC	ACGACCAACT	AAACGCATAA
Apis dorsata	ATCGGTAAAT	TTTTTGATCG	CGATTAGATT	AGAAATAACG	AAATTCATAT
Apis mellifera	ATCGGTAAAT	TTTTCAATC-	-ATATAGAAT	AGAAATAACG	AAATTTATCT

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	255	265	275	285	295
Centris cockerelli	TTTTCTTTT	TAGATATGTA	CCGGAGGGTA	ATATGACCGC	ATGTGGCACC
Bombus terrestris	TTCTCTTTT	TAGATATGTA	CCAGAAGGTA	ACATGACCGC	GTGTGGCACT

Melipona sp.	TTCTCCTCTT	TAGATATGTA	CCTGAGGGTA	ACATGACCGC	GTGTGGTACC
Euglossa championi	TTCTTCGCTT	CAGATATGTG	CCGGAGGGTA	ACATGACCGC	ATGTGGTACC
Euglossa bidentata	TTCTTCGCTT	CAGATATGTA	CCGGAGGGTA	ACATGACCGC	ATGTGGTACC
Euglossa imperialis	TTCTTCGCTT	CAGATATGTA	CCGGAGGGTA	ACATGACCGC	ATGTGGTACC
Euglossa intersecta	TTCTTCGCTT	CAGATATGTA	CCGGAGGGTA	ACATGACCGC	ATGTGGTACC
Exaerete frontalis	TTCTTCCTCT	TAGATATGTA	CCCGAGGGTA	ACATGACCGC	ATGTGGTACC
Exaerete smaragdina	TTCTTCCTCT	TAGATATGTA	CCCGAGGGCA	ACATGACCGC	ATGTGGTACC
Exaerete sp.	TTCTTCCTCT	TAGATATGTA	CCCGAGGGCA	ACATGACCGC	ATGTGGTACC
Eulaema nigrita	TTCTCCGCTT	CAGATATGTA	CCCGAGGGTA	ACATGACCGC	ATGCGGTACC
Eulaema polyzona	TTCTCCGCTT	CAGATATGTA	CCCGAGGGTA	ACATGACCGC	ATGCGGTACC
Eulaema meriana	TTCTCCGCTT	CAGATATGTA	CCCGAGGGTA	ACATGACCGC	ATGTGGTACC
Eulaema peruviana	TTCTCCGCTT	CAGATATGTA	CCCGAGGGTA	ACATGACCGC	ATGTGGTACC
Eulaema speciosa	TTCTCCGCTT	CAGATATGTA	CCCGAGGGTA	ACATGACCGC	ATGTGGTACC
Eulaema polychroma	TTCTCCACTT	CAGATATGTA	CCCGAGGGTA	ACATGACCGC	ATGCGGTACC
Eulaema cingulata	TTCTCCGCTT	CAGATATGTT	CCCGAGGGTA	ACATGACCGC	ATGCGGTACC
Eulaema mocsaryi	TTCTCCGCTT	CAGATATGTA	CCCGAGGGTA	ACATGACCGC	ATGCGGTACC
Eufriesea caerulescens	TTCTCCGCTT	CAGATATGTA	CCCGAGGGTA	ACATGACCGC	ATGTGGTACC
Eufriesea flaviventris	TTCTCCACTT	CAGATATGTA	CCCGAGGGTA	ACATGACCGC	ATGTGGTACC
Eufriesea xantha	TTCTCCGCTT	CAGATATGTA	CCTGAGGGTA	ACATGACCGC	ATGTGGTACC
Aglae caerulea	TTCTT---TT	TAGATATGTG	CCCGAGGGTA	ACATGACCGC	ATGTGGCACC
Apis dorsata	TCTTT---CT	TAGATATGTA	CCTGAAGGTA	ATATGACCGC	TTGCGGCACC
Apis mellifera	TTCTT---AT	TAGATATGTA	CCTGAAGGTA	ATATGACCGC	TTGCGGCACC

	.... ....  305	.... ....  315	.... ....  325	.... ....  335	.... ....  345
Centris cockerelli	GATTACTTTA	GCAAAGACAT	AGTGTCCTGTC	TCTTACATTA	TATTATATAG
Bombus terrestris	GATTACTTCA	GCAAAGATAT	AGTATCCGTC	TCCTACATCC	TATTATACAG
Melipona sp.	GATTACTTTA	GCAGAGACAT	AGTGCTCTGTT	TCTTACATTA	TATTATACAG
Euglossa championi	GATTACTTCA	GCAAAGATAT	ACTCTCTGTC	TCCTACATTC	TATTATACAG
Euglossa bidentata	GATTACTTCA	GCAAAGATAT	ACTGTCTGTC	TCCTACATTC	TATTATACAG
Euglossa imperialis	GATTACTTTA	GCAAAGATAT	ACTGTCTGTC	TCCTACATTC	TATTATACAG
Euglossa intersecta	GATTACTTTA	GCAAAGATAT	ACTGTCTGTC	TCCTACATTC	TATTATACAG
Exaerete frontalis	GATTACTTCA	GCAAAGACAT	CATGTCTGTC	TCCTACATTC	TATTGTACAG
Exaerete smaragdina	GATTACTTCA	GCAAAGACAT	CATGTCTGTC	TCCTACATTC	TATTGTACAG
Exaerete sp.	GATTACTTCA	GCAAAGACAT	CATGTCTGTC	TCCTACATTC	TATTGTACAG
Eulaema nigrita	GATTACTTCA	GCAAAGATAT	CGTGTCTGTC	TCCTACATTC	TATTATACAG
Eulaema polyzona	GATTACTTTA	GCAAAGACAT	CGGGTCTGTC	TCCTACATTC	TATTATACAG
Eulaema meriana	GATTACTTTA	GCAAAGACAT	AGTGCTCTGTC	TCCTACATTC	TATTATACAG
Eulaema peruviana	GACTACTTTA	GCAAAGACAT	CGTGTCTGTC	TCCTACATTC	TATTGTACAG
Eulaema speciosa	GATTACTTTA	GCAAAGACAT	CGTGTCTGTC	TCCTACATTC	TATTATACAG
Eulaema polychroma	GATTACTTCA	GCAAAGATAT	CGTGTCTGTC	TCCTACATTC	TATTATACAG
Eulaema cingulata	GATTACTTCA	GCAAAGATAT	CGTGTCTGTC	TCCTACATTC	TATTATACAG
Eulaema mocsaryi	GATTACTTCA	GCAAAGATAT	CGTGTCTGTC	TCCTACATTC	TATTATACAG
Eufriesea caerulescens	GATTACTTCA	GCAAAGACAT	CGTGTCTGTC	TCCTACATTC	TATTATACAG
Eufriesea flaviventris	GATTACTTCA	GCAAAGACAT	CGTGTCTGTC	TCCTACATTC	TATTATACAG
Eufriesea xantha	GATTACTTCA	GCAAAGACAT	CGTGTCTGTC	TCCTACATTC	TATTATACAG
Aglae caerulea	GATTACCTCA	GCAGGGATAT	AGTGCTCTGTT	TCTTACCTCG	TATTGTACAG
Apis dorsata	GATTACTTTA	ACAGAGGATT	ATTATCTGCT	TCTTATCTTG	TCTGCTACAG
Apis mellifera	GATTACTTCA	ACAGAGGATT	ATTATCTGCT	TCTTACCTTG	TCTGCTACGG

	.... ....  355	.... ....  365	.... ....  375	.... ....  385	.... ....  395
Centris cockerelli	CATCTGGGTT	TACTTCTTCC	CGTTGTTCCCT	TATTATTTGG	AGTTACTGGT
Bombus terrestris	CATCTGGGTT	TACTTCTTCC	CGCTGTTCCCT	CATCATTTGG	AGTTACTGGT
Melipona sp.	CATCTGGGTT	TACTTCATCC	CGCTGTTCCCT	TATTATYGGG	AGTTACTATT
Euglossa championi	CATCTGGGTT	TACTTCTTCC	CGCTGTTCCCT	CATCATTTGG	AGTTACTGGT
Euglossa bidentata	CATCTGGGTT	TACTTCTTCC	CGCTGTTCCCT	TATCATTTGG	AGTTACTGGT
Euglossa imperialis	CATCTGGGTT	TACTTCTTCC	CGCTGTTCCCT	TATCATTTGG	AGTTACTGGT
Euglossa intersecta	CATCTGGGTT	TACTTCTTCC	CGCTGTTCCCT	TATCATTTGG	AGTTACTGGT
Exaerete frontalis	CATCTGGTGT	TACTTCTTCC	CGCTGTTCCCT	TATCATCTGG	AGTTACTGGT
Exaerete smaragdina	CATCTGGTGT	TACTTCTTCC	CGCTGTTCCCT	TATCATCTGG	AGTTACTGGT
Exaerete sp.	CATCTGGTGT	TACTTCTTCC	CGCTGTTCCCT	TATCATCTGG	AGTTACTGGT
Eulaema nigrita	CATCTGGGTT	TACTTCTTCC	CGCTCTTCCT	TATCATTTGG	AGCTACTGGT
Eulaema polyzona	CATCTGGGTT	TACTTCTTCC	CGCTCTTCCT	TATCATTTGG	AGCTACTGGT
Eulaema meriana	CATCTGGGTT	TACTTCTTCC	CGCTCTTCCT	TATCATTTGG	AGCTACTGGT
Eulaema peruviana	CATCTGGGTT	TACTTCTTCC	CGCTCTTCCT	TATCATTTGG	AGCTACTGGT
Eulaema speciosa	CATCTGGGTT	TACTTCTTCC	CGCTCTTCCT	TATCATTTGG	AGCTACTGGT
Eulaema polychroma	CATCTGGGTT	TACTTCTTCC	CGCTCTTCCT	TATCATTTGG	AGCTACTGGT
Eulaema cingulata	CATCTGGGTT	TACTTCTTCC	CGCTCTTCCT	TATCATTTGG	AGCTACTGGT
Eulaema mocsaryi	CATCTGGGTT	TACTTCTTCC	CGCTCTTCCT	TATCATTTGG	AGCTACTGGT
Eufriesea caerulescens	CATCTGGGTT	TACTTCTTCC	CGCTGTTCCCT	TATCATCTGG	AGTTACTGGT

Eufriesea flaviventris	CATCTGGGTT	TACTTCTTCC	CGCTGTTCCCT	TATCATCTGG	AGTTACTGGT
Eufriesea xantha	CATCTGGGTT	TACTTCTTCC	CGCTGTTCCCT	TATCATCTGG	AGTTACTGGT
Aglae caerulea	CATATGGGTG	TACTTCGTCC	CGCTGTTCCCT	TATTATCTGG	AGTTATTGGT
Apis dorsata	CATTTGGGTT	TACTTCGTTC	CTCTGTTCCCT	CATCATTTAT	AGTTATTGGT
Apis mellifera	CATTTGGGTT	TACTTCGTCC	CTCTGTTCCCT	CATCATTTAT	AGCTATTGGT

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	405	415	425	435	445
Centris cockerelli	TCATTATTCA	AGCGGTGCGT	GCTCATGAGA	AAAATATGCG	CGAACAAGCA
Bombus terrestris	TCATTATCCA	GGCGGTAGCT	GCCCACGAGA	AGAATATGCG	CGAACAAGCC
Melipona sp.	ACATCATTTCA	AGCAGTAGCT	GCCCATGAGA	AGAATATGCG	CGAACAAGCC
Euglossa championi	ACATCATCCA	AGCAGTCGCT	GCCCACGAAA	AGAACATGCG	CGAACAAGCG
Euglossa bidentata	ACATCATCCA	AGCAGTCGCT	GCCCACGAAA	AGAACATGCG	CGAACAAGCG
Euglossa imperialis	ACATCATCCA	AGCAGTCGCT	GCCCACGAAA	AGAACATGCG	CGAACAAGCG
Euglossa intersecta	ACATCATCCA	AGCAGTCGCT	GCCCACGAAA	AGAACATGCG	CGAACAAGCG
Exaerete frontalis	ACATCATCCA	AGCAGTCGCT	GCCCACGAAA	AGAACATGCG	CGAACAGGCG
Exaerete smaragdina	ACATCATCCA	AGCAGTCGCG	GCCCACGAAA	AGAACATGCG	CGAACAGGCG
Exaerete sp.	ACATCATCCA	AGCAGTCGCG	GCCCACGAAA	AGAACATGCG	CGAACAGGCG
Eulaema nigrata	ATATCATCCA	AGCAGTCGCT	GCCCATGAGA	AGAATATGCG	CGAACAAGCG
Eulaema polyzona	ACATCATCCA	AGCAGTCGCT	GCCCATGAAA	AGAATATGCG	CGAACAAGCG
Eulaema meriana	ACATCATCCA	AGCAGTCGCT	GCCCATGAAA	AGAATATGCG	CGAACAAGCG
Eulaema peruviana	ACATCATCCA	AGCAGTCGCT	GCCCATGAGA	AGAATATGCG	CGAACAAGCG
Eulaema speciosa	ACATCATCCA	AGCAGTCGCT	GCCCATGAGA	AGAATATGCG	CGAACAGGCG
Eulaema polychroma	ACATCATCCA	AGCAGTCGCT	GCCCATGAGA	AGAATATGCG	CGAACAGGCG
Eulaema cingulata	ACATCATCCA	AGCAGTCGCT	GCCCATGAGA	AGAATATGCG	CGAACAGGCG
Eulaema mocsaryi	ACATCATCCA	AGCAGTCGCT	GCCCATGAGA	AGAATATGCG	CGAACAGGCG
Eufriesea caerulescens	ACATCATCCA	AGCAGTCGCT	GCCCATGAAA	AGAATATGCG	TGAACAGGCC
Eufriesea flaviventris	ACATCATCCA	AGCAGTCGCT	GCCCATGAAA	AGAATATGCG	CGAACAGGCC
Eufriesea xantha	ACATCATCCA	AGCAGTCGCT	GCCCATGAAA	AGAATATGCG	CGAACAGGCC
Aglae caerulea	ACATCATTTCA	GGCGGTGCGT	GCACACGAGA	AGAATATGCG	CGAGCAGGCG
Apis dorsata	TTATCATTTAA	AGCGGTAGCT	GCCCATGAGA	AGAATATGCG	CGAACAAGCA
Apis mellifera	TTATCATTTCA	AGCGGTAGCT	GCCCATGAGA	AGAATATGCG	CGAGCAAGCA

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	455	465	475	485	495
Centris cockerelli	AAAAAGATGA	ACGTTGCTTC	CCTCCGATCA	TCCGAGAATC	AGAATACCAG
Bombus terrestris	AAAAAGATGA	ACGTAGCTTC	TCTCCGATCA	TCTGAAAATC	AAAATACTAG
Melipona sp.	AAAAAGATGA	ATGTGGCATC	TCTCCGATCA	TCCGAAAATC	AGAATACTAG
Euglossa championi	AAAAAAATGA	ACGTTGCCTC	TCTTCGATCG	TCTGAAAATC	AAAATACCAG
Euglossa bidentata	AAAAAAATGA	ACGTTGCCTC	TCTTCGATCG	TCTGAAAATC	AAAATAGCAG
Euglossa imperialis	AAAAAAATGA	ACGTTGCCTC	TCTTCGATCA	TCTGAAAATC	AAAATACCAG
Euglossa intersecta	AAAAAAATGA	ACGTTGCCTC	TCTTCGATCA	TCTGAAAATC	AAAATACCAG
Exaerete frontalis	AAAAAAATGA	ACGTTGCCTC	TCTTCGATCA	TCTGAAAATC	AAAATACTAG
Exaerete smaragdina	AAAAAAATGA	ACGTTGCCTC	TCTTCGATCA	TCTGAAAATC	AAAATACTAG
Exaerete sp.	AAAAAAATGA	ACGTTGCCTC	TCTTCGATCA	TCTGAAAATC	AAAATACTAG
Eulaema nigrata	AAGAAAATGA	ACGTTGCCTC	TCTGCGATCA	TCTGAAAATC	AAAATACTAG
Eulaema polyzona	AAGAAAATGA	ACGTTGCCTC	TCTTCGATCG	TCTGAAAATC	AAAATACTAG
Eulaema meriana	AAGAAAATGA	ACGTTGCCTC	TCTTCGATCG	TCTGAAAATC	AAAATACTAG
Eulaema peruviana	AAGAAAATGA	ACGTTGCCTC	TCTTCGATCA	TCTGAAAATC	AAAATACTAG
Eulaema speciosa	AAGAAAATGA	ACGTTGCTTC	TCTTCGATCG	TCTGAAAATC	AAAATACTAG
Eulaema polychroma	AAGAAAATGA	ATGTTGCCTC	CCTTCGATCA	TCTGAAAATC	AAAATACTAG
Eulaema cingulata	AAAAAAATGA	ACGTTGCCTC	TCTTCGATCA	TCTGAAAATC	AAAATACTAG
Eulaema mocsaryi	AAAAAAATGA	ACGTTGCCTC	TCTTCGATCG	TCTGAAAATC	AAAATACTAG
Eufriesea caerulescens	AAAAAAATGA	ACGTTGCCTC	TCTTCGATCA	TCTGAAAATC	AAAATACCAG
Eufriesea flaviventris	AAAAAAATGA	ACGTTGCCTC	TCTTCGATCA	TCTGAAAATC	AAAATACAAG
Eufriesea xantha	AAAAAAATGA	ACGTTGCCTC	TCTTCGATCA	TCTGAAAATC	AAAATACAAG
Aglae caerulea	AAAAAGATGA	ACGTTGCCTC	TCTTCGATCA	TCCGAAAATC	AGAATACAAG
Apis dorsata	AAAAAGATGA	ATGTTGCTTC	TCTCCGATCA	TCTGAAAATC	AAAATACTAG
Apis mellifera	AAAAAGATGA	ATGTTGCTTC	TCTCCGATCG	TCTGAGAATC	AAAACACTAG

	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
	505	515	525	535	545
Centris cockerelli	TGCCGAGTGT	AAATTGGCGA	AAGTAAAGA-	-----	-----
Bombus terrestris	TGCCGAGTGT	AAATTGGCAA	AAGTATGTAA	ATTTCTATGT	AATGAATATT
Melipona sp.	TGCCGAGTGT	AAATTGGCGA	AAGTACGAAA	ATGAATATTT	ATCTCTTTCA
Euglossa championi	TGCTGAGTGC	AAATTGGCAA	AAGTATGGAA	ATTTATATAT	ATTTCTTACG
Euglossa bidentata	TGCTGAGTGC	AAATTGGCAA	AAGTATGCAA	ATTTATATAT	ACTTCTTACG
Euglossa imperialis	TGCTGAGTGC	AAATTGGCAA	AAGTATGAAA	ATTTATATAT	ATTTCTTGCG
Euglossa intersecta	TGCTGAGTGC	AAATTGGCAA	AAGTATATAT	ACACATATAT	ATTTCTTACG
Exaerete frontalis	CGCTGAATGC	AAATTGGCAA	AAGTATGCAA	ATTTATACAT	GTTTGTTACG
Exaerete smaragdina	CGCTGAATGC	AAATTGGCAA	AAGTATGCAA	ATTTATACAT	GTTTGTTACG

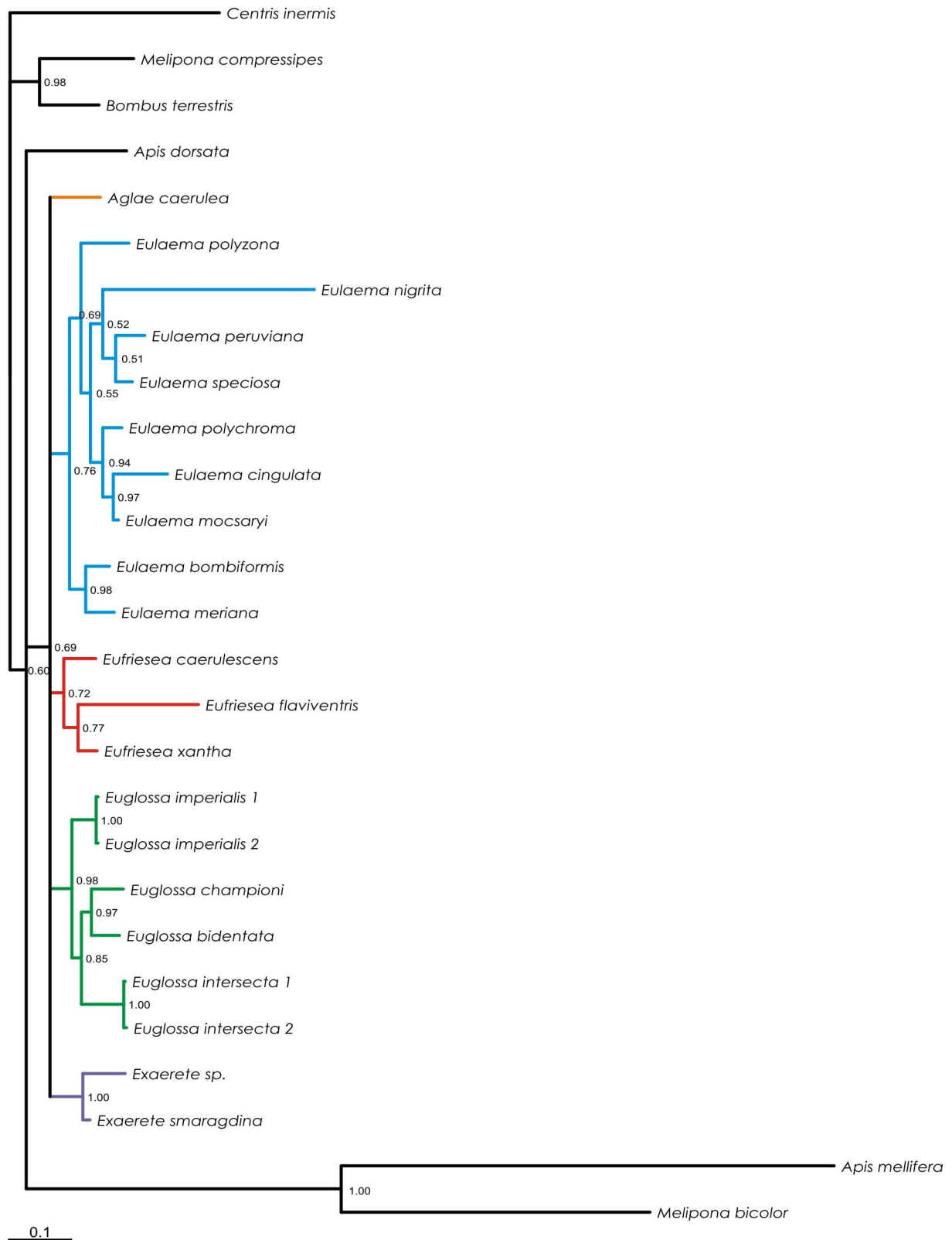
Exaerete sp.	CGCTGAATGC	AAATTGGCAA	AAGTATGCAA	ATTTATACAT	GTTTGTACG
Eulaema nigrita	TGCTGAGTGC	AAACTGGCTA	AAGTATGAAA	ATTTATATAA	ATCTGTTACA
Eulaema polyzona	TGCTGAGTGC	AAATTGGCCA	AAGTATGAAA	ATTTATATAA	ACTTGTTACA
Eulaema meriana	TGCTGAGGAC	AAATTGGCCA	AAGTATGAAA	ATTTATATAA	ACTTGTTACA
Eulaema peruviana	TGCTGAGTGC	AAATTGGCCA	AAGTATGAAA	ATTTATATAA	ACTTGTTACA
Eulaema speciosa	TGCTGAGTGC	AAATTGGCCA	AAGTATGAAA	ATTTATATAA	ACTTGTTACA
Eulaema polychroma	TGCTGAGTGC	AAATTGGCCA	AAGTATGAAA	ATTTATATAA	ATTTGTTACA
Eulaema cingulata	TGCTGAGTGC	AAATTGGCCA	AAGTATGAAA	ATTTATATAA	ATTTGTTACA
Eulaema mocsaryi	TGCTGAGTGC	AAATTGGCCA	AAGTATGAAA	ATTTATATAA	ATTTGTTACA
Eufriesea caerulescens	TGCTGAGTGC	AAATTGGCAA	AAGTATGAAA	ATTTATATAT	ATTTGTTACA
Eufriesea flaviventris	TGCTGAGTGC	AAATTAGCAA	AAGTATGAAA	ATTTATATAT	ATTTGTTACA
Eufriesea xantha	TGCTGAGTGC	AAATTGGCAA	AAGTATGAAA	ATTTATATAT	ATTTGTTACA
Aglae caerulea	TGCCGAGTGC	AAATTGGCGA	AAGTATGGAA	ATTTACACAG	GCTGCTTACG
Apis dorsata	TGCCGAATGT	AAATTAGCCA	AAGTATGATA	TTTTATATTT	CTTTATCCTC
Apis mellifera	TGCCGAATGT	AAATTGGCCA	AAGTATG--A	TTCTATTTTT	ATATTTTTTT

.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
555	565	575	585	595

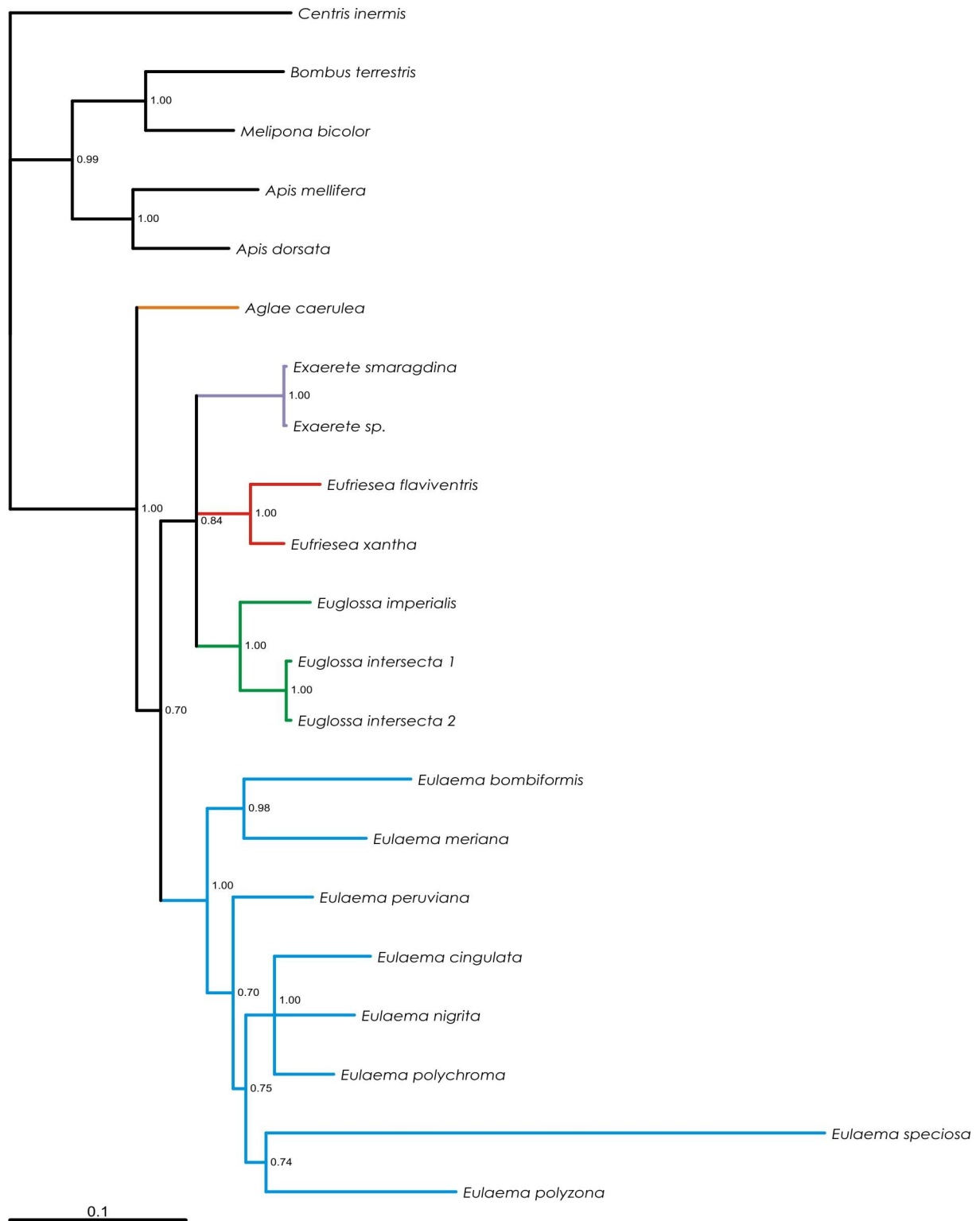
Centris cockerelli	-----TAA	ATCTTTACGC	CATA-----	--TTGGATCT	ACTATCATCT
Bombus terrestris	TTATTTTAAA	CTTATTTTAT	AATGATTCTA	GGTTGCCCTT	ATGACAATCT
Melipona sp.	TTTGTAACGA	AATGTTTTAT	AATAATTCCA	GGTTGCCCTT	ATGACAATCT
Euglossa championi	ATATGGTAAA	ATTATTTTAT	AACAATTACA	GGTTGCTCTT	ATGACGATCT
Euglossa bidentata	ATATCGTACA	ATTATTTTAT	AACAATTCCA	GGTTTCTCTT	ATGACGATCT
Euglossa imperialis	ATATGGTAAA	ATTATTTTAT	AACAATTACA	GGTTGCTCTT	ATGAACATCT
Euglossa intersecta	ATATGGTAAA	ATTATTTTAT	AACAATTACA	GGTTGCTCTT	ATGAACATCT
Exaerete frontalis	ATATTGTAAA	ATTATTTTAC	GATAATTATA	GGTANCTCTG	ATGACAATCT
Exaerete smaragdina	ATATTGTAAA	ATTATTTTAC	GATAATTATA	GGTAGCTCTG	ATGACAATCT
Exaerete sp.	ATATTGTAAA	ATTATTTTAC	GATAATTATA	GGTAGCTCTG	ATGACAATCT
Eulaema nigrita	ATGTTGTAAA	ATTATTTTAC	AATAATTATA	GGTTGCTCTT	ATGACCATCT
Eulaema polyzona	ATATTGTAAT	ATTATTTTAC	AATAATTATA	GGTTGCTCTT	ATGACCATCT
Eulaema meriana	ATATTGTAAT	ACTATTTTAC	AATAATTATA	GGTGGCTATT	ATGACCATCT
Eulaema peruviana	ATATTGTAAT	ACTATTTTAC	AATAATTATA	GGTTGCTCTT	ATGACCATCT
Eulaema speciosa	ATATTGTAAT	ACTATTTTAC	AATAATTATA	GGTTGCTCTT	ATGACCATCT
Eulaema polychroma	ATATTGTAAT	ATTATTTTAC	AATAATTATA	GGTTGCTCTT	ATGACGACCT
Eulaema cingulata	ATATTGTAAA	ATTATTTTAC	AATAATTATA	GGTAGCTATT	ACGACCATCT
Eulaema mocsaryi	GTATTGTAAA	ATTATTTTAC	AATAATTATA	GGTAGCTATG	AYGACCATCT
Eufriesea caerulescens	ATACTATAAA	ATTATTTTAA	AATAATTATA	GGTTGCTCTT	ATGACCATCT
Eufriesea flaviventris	ATATTATAAA	ATTATTTTAC	AATAATTATA	GGTTGCTCTT	ATGACCATCT
Eufriesea xantha	ATATTATAAA	ATTATTTTGC	AATAATTATA	GGTTGCTCTT	ATGACCATCT
Aglae caerulea	CTAT-GCAA-	--CGTTTCCT	GGTAATCCTA	GGTTGCTCTT	ATGACGATCT
Apis dorsata	ATCTTGTCAA	ACTTTTTTAT	AATAACTTTA	GGTTGCTCTT	ATGACAATCT
Apis mellifera	GTGTCAAAAA	CTTTTTTACAC	AAT-----	-----	---ATAATAC

....|  
605

Centris cockerelli	C----
Bombus terrestris	CCTTA
Melipona sp.	CTTTA
Euglossa championi	CCTTA
Euglossa bidentata	CCTTA
Euglossa imperialis	CCTTA
Euglossa intersecta	CCTTA
Exaerete frontalis	CTCTG
Exaerete smaragdina	CTCTG
Exaerete sp.	CTCTG
Eulaema nigrita	CTTTG
Eulaema polyzona	CTTT-
Eulaema meriana	CTTTG
Eulaema peruviana	CTTTG
Eulaema speciosa	CTTTG
Eulaema polychroma	TTTTG
Eulaema cingulata	CTTTG
Eulaema mocsaryi	CTTTG
Eufriesea caerulescens	CTTTG
Eufriesea flaviventris	CTTTG
Eufriesea xantha	CTTTG
Aglae caerulea	CATTG
Apis dorsata	CTTTA
Apis mellifera	-----

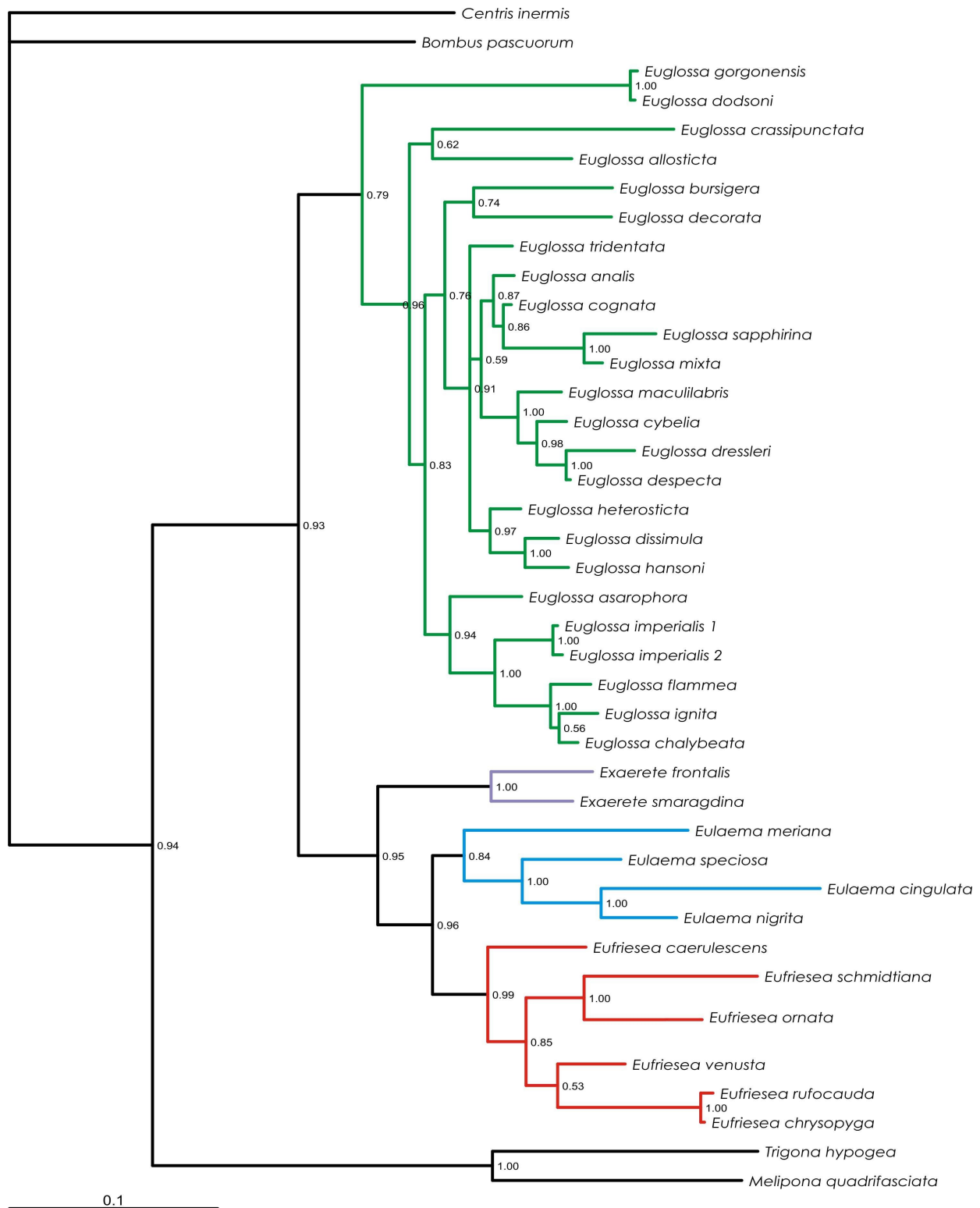


Anexo 6. Filogenia construída a partir da análise de inferência bayesiana da partição 16S (26 terminais e 467 caracteres). Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.

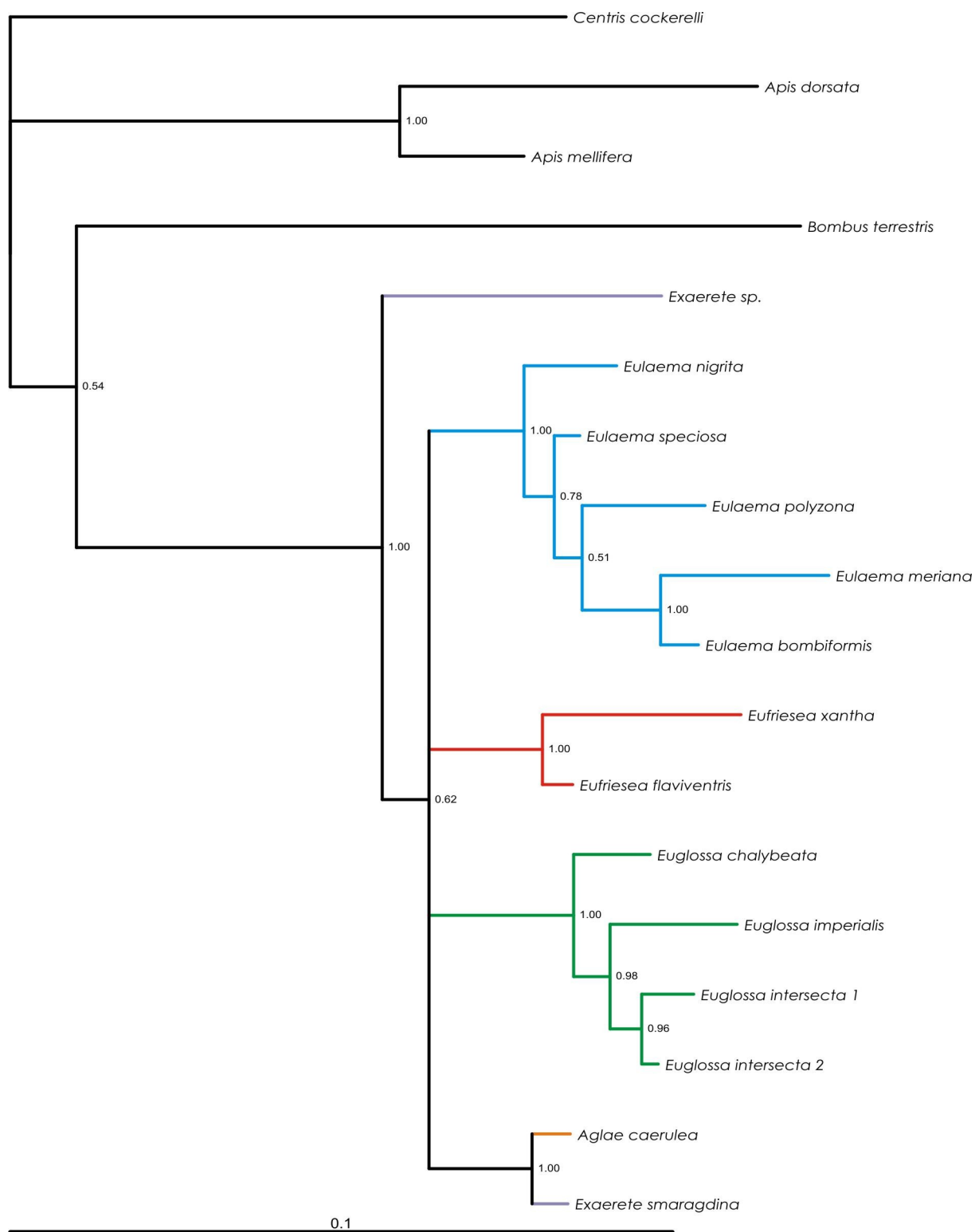


Anexo 7. Filogenia construída a partir da análise de inferência bayesiana da partição COI (21 terminais e 871 caracteres). Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.

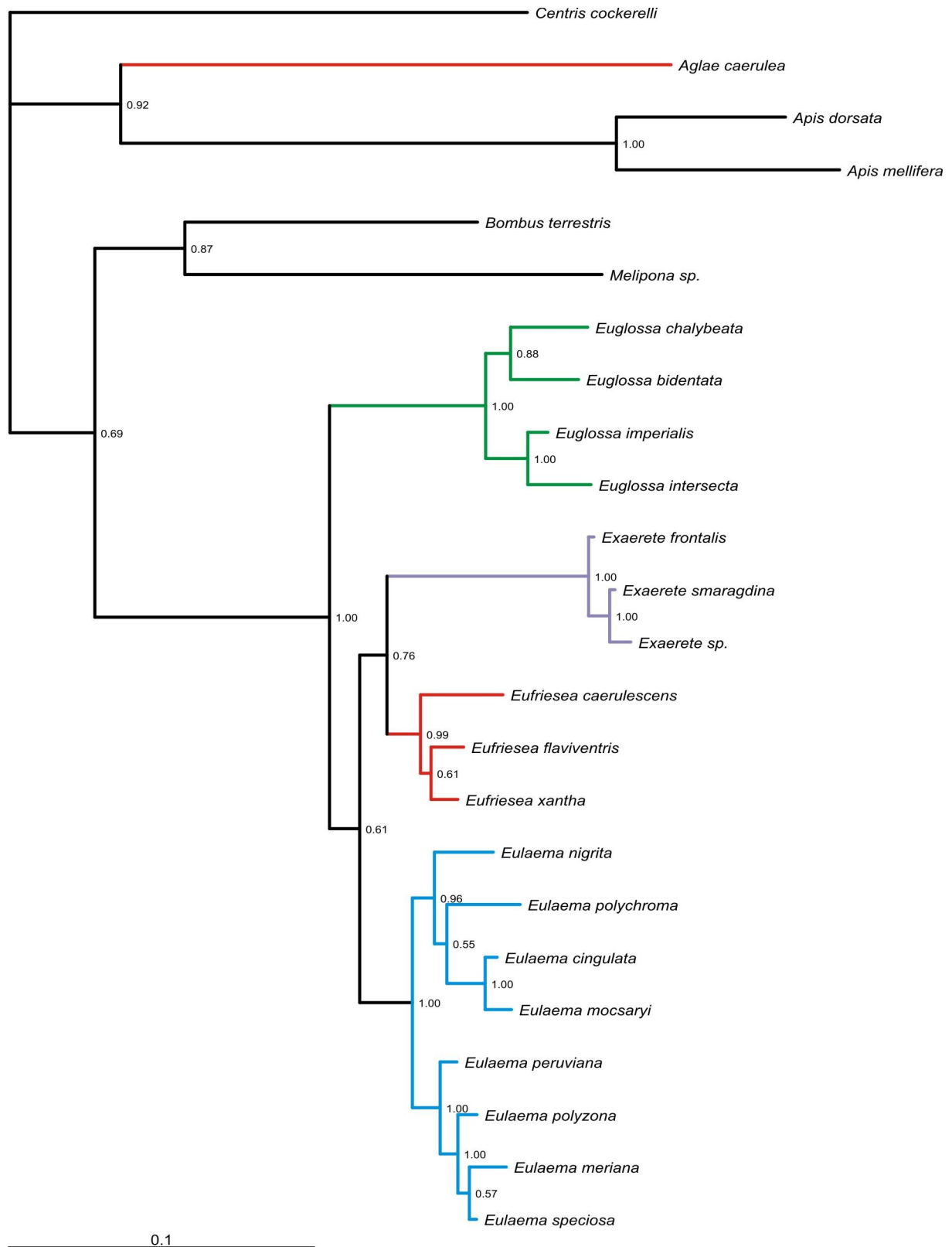




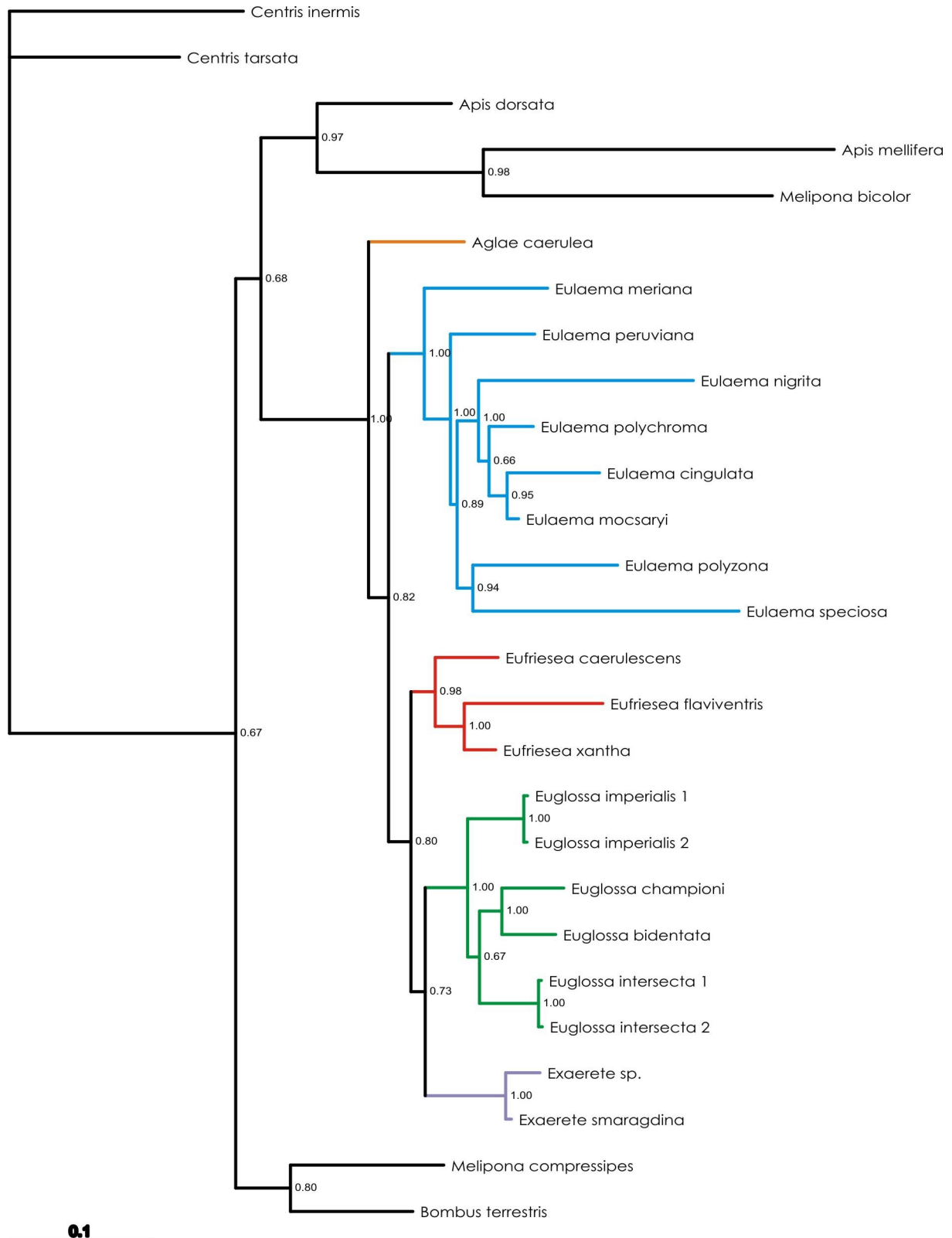
Anexo 8. Filogenia construída a partir da análise de inferência bayesiana da partição CytB (41 terminais e 643 caracteres). Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.



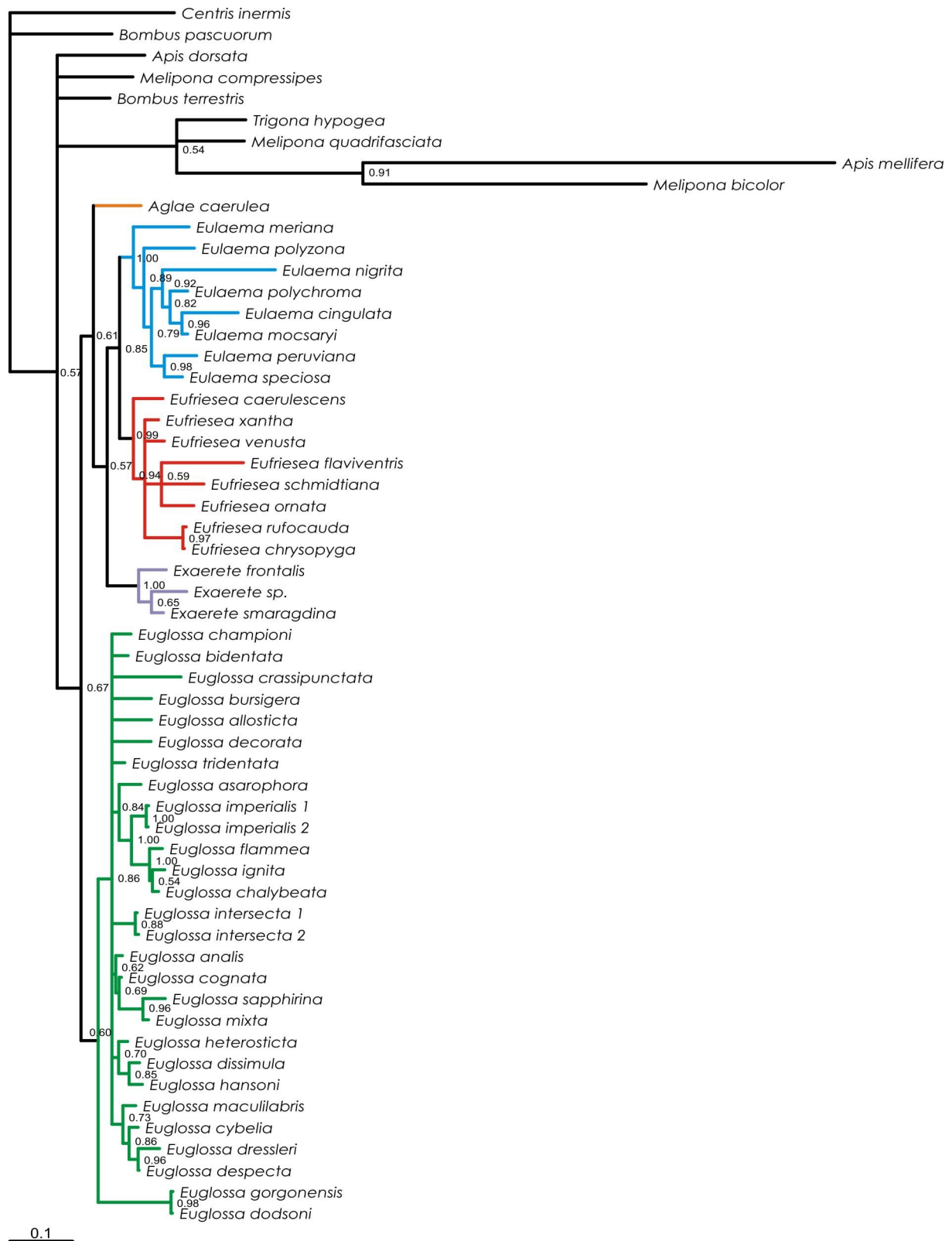
Anexo 9. Filogenia construída a partir da análise de inferência bayesiana da partição Efla (18 terminais e 643 caracteres). Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.



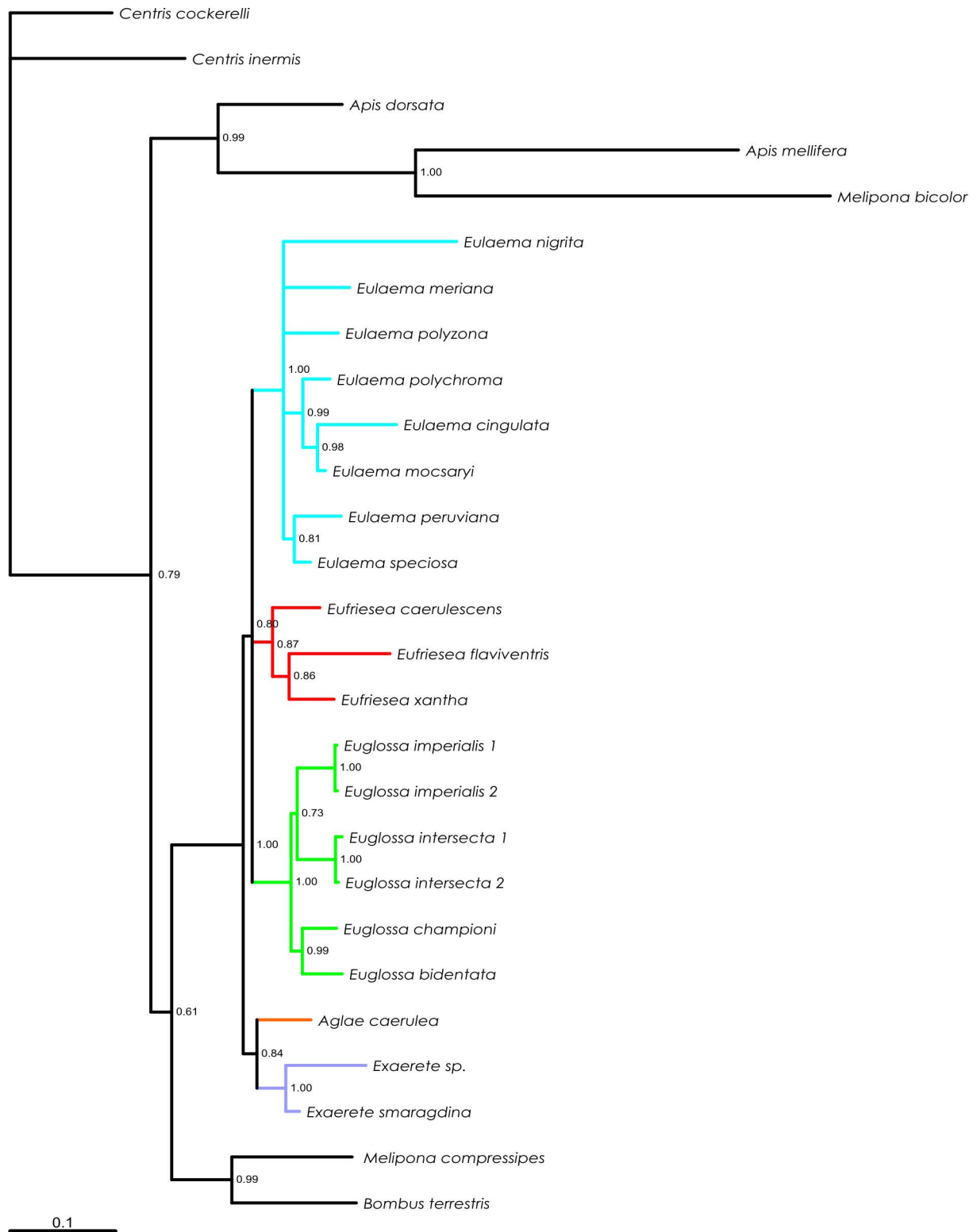
Anexo 10. Filogenia construída a partir da análise de inferência bayesiana da partição LwRh (24 terminais e 605 caracteres). Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.



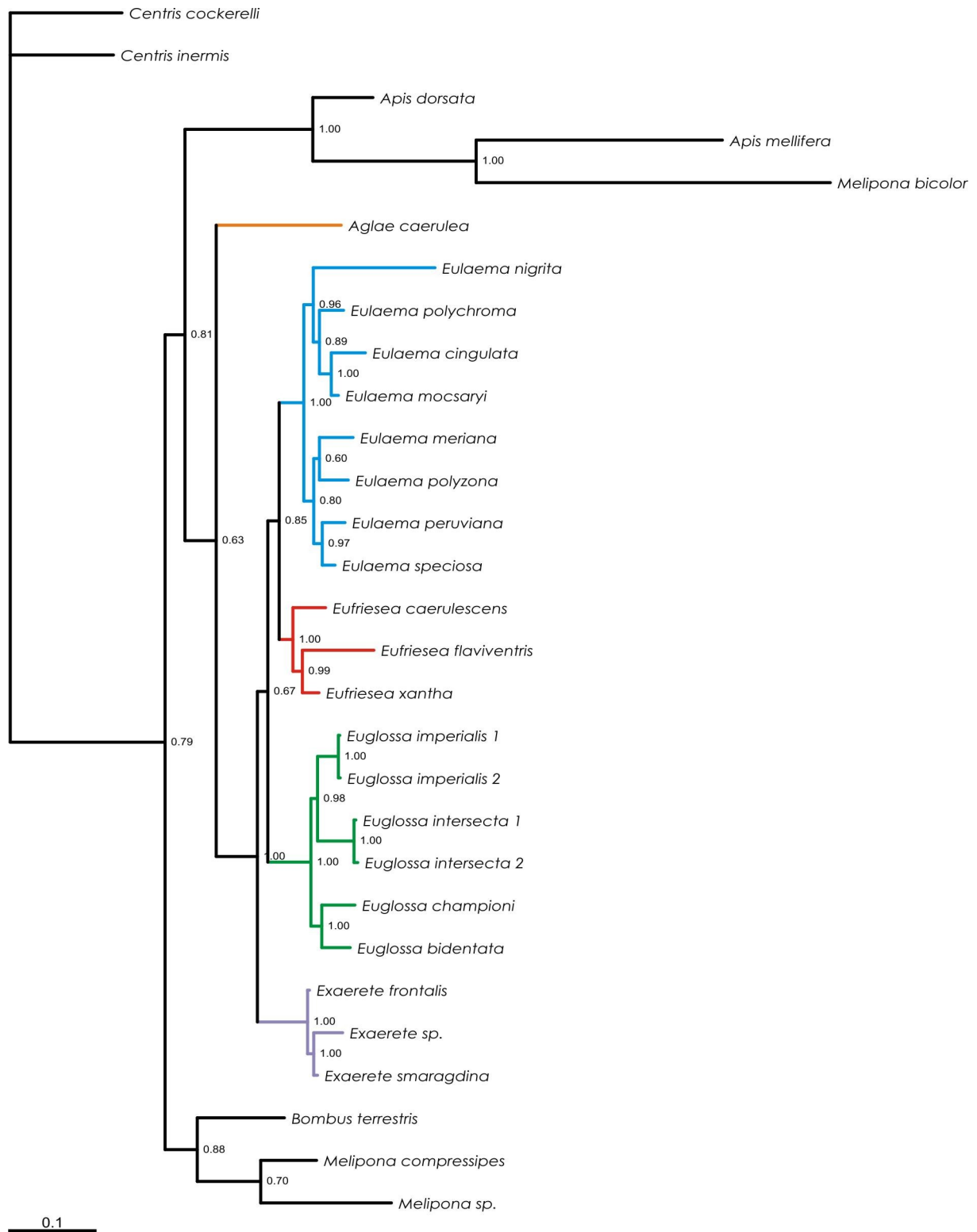
Anexo 11. Filogenia construída a partir da análise conjunta das partições 16S+COI (27 terminais e 1338 caracteres) através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.



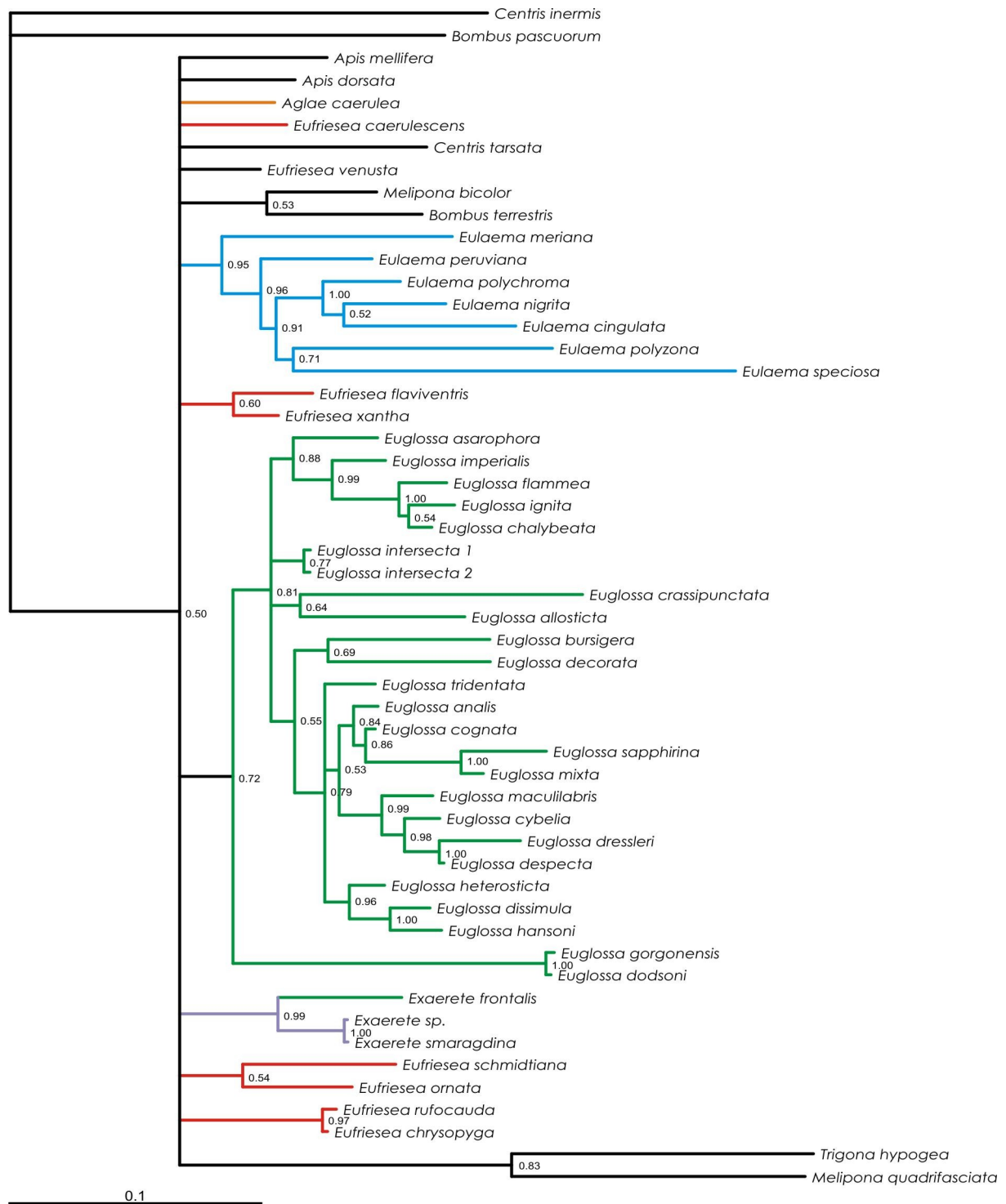
Anexo 12. Filogenia construída a partir da análise conjunta das partições 16S+CytB (57 terminais e 1110 caracteres) através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.



Anexo 13. Filogenia construída a partir da análise conjunta das partições 16S+Efla (27 terminais e 1110 caracteres) através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.

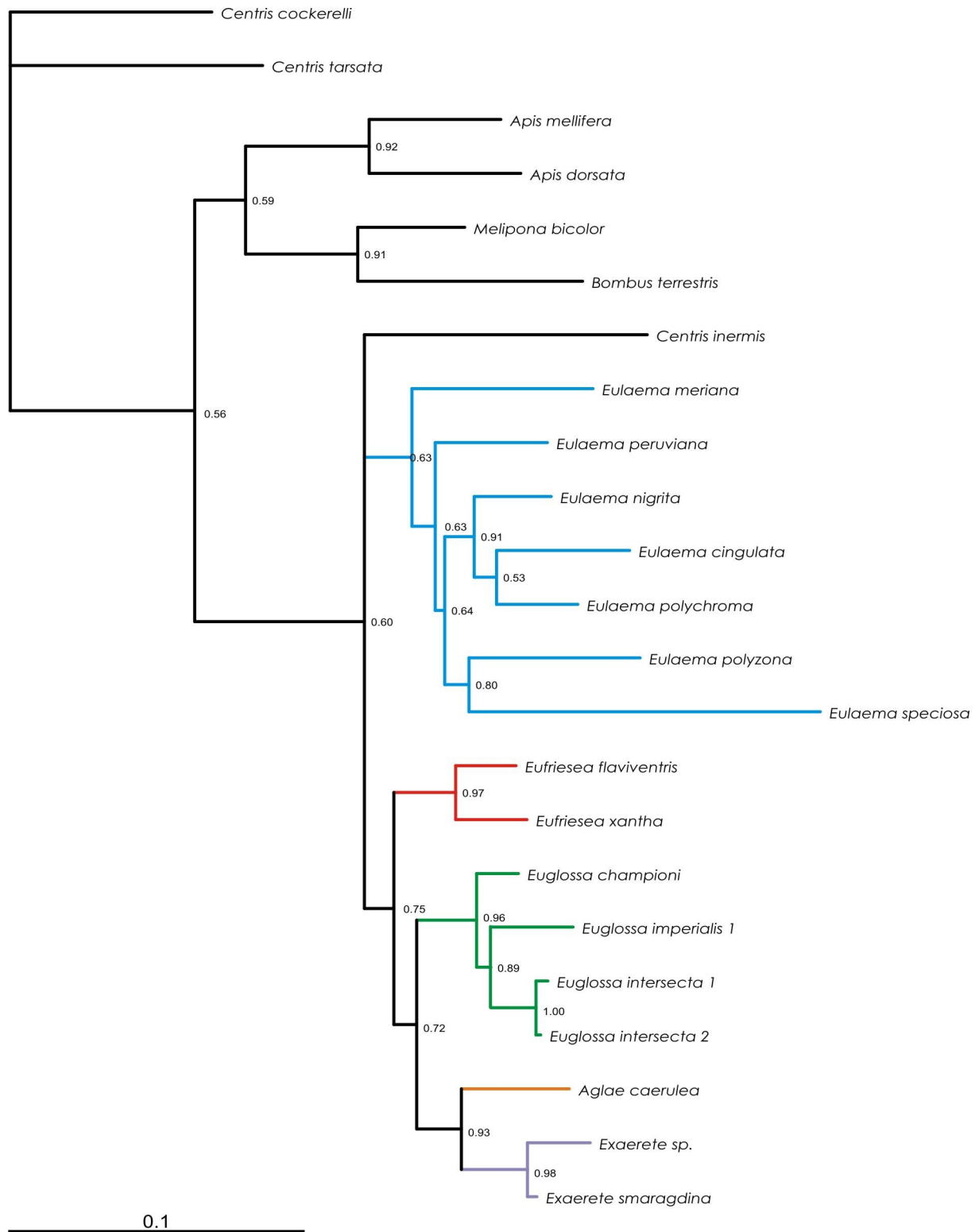


Anexo 14. Filogenia construída a partir da análise conjunta das partições 16S+LwRh (29 terminais e 1072 caracteres) através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.

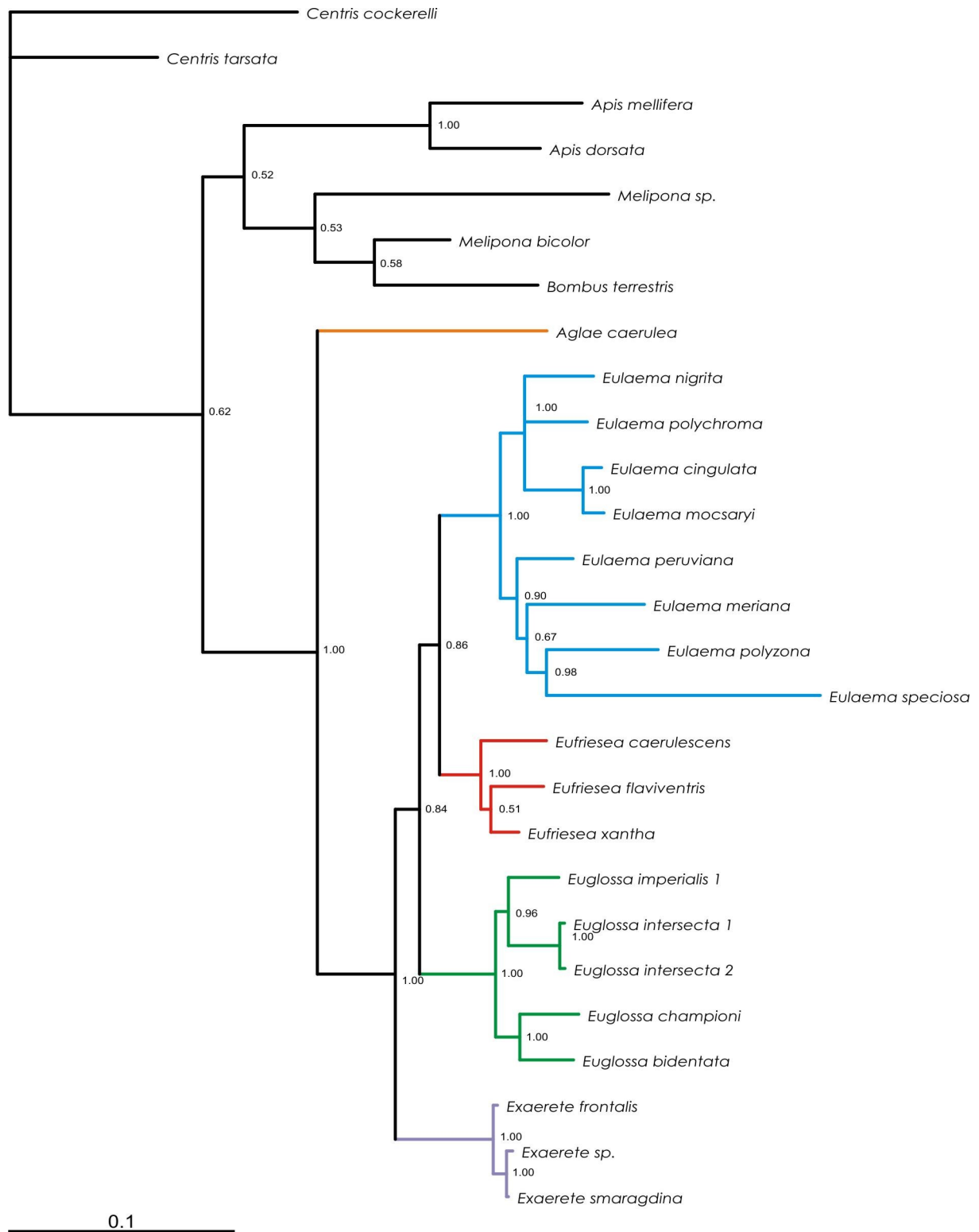


Anexo 15. Filogenia construída a partir da análise conjunta das partições COI+CytB (53 terminais e 1514 caracteres) através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.

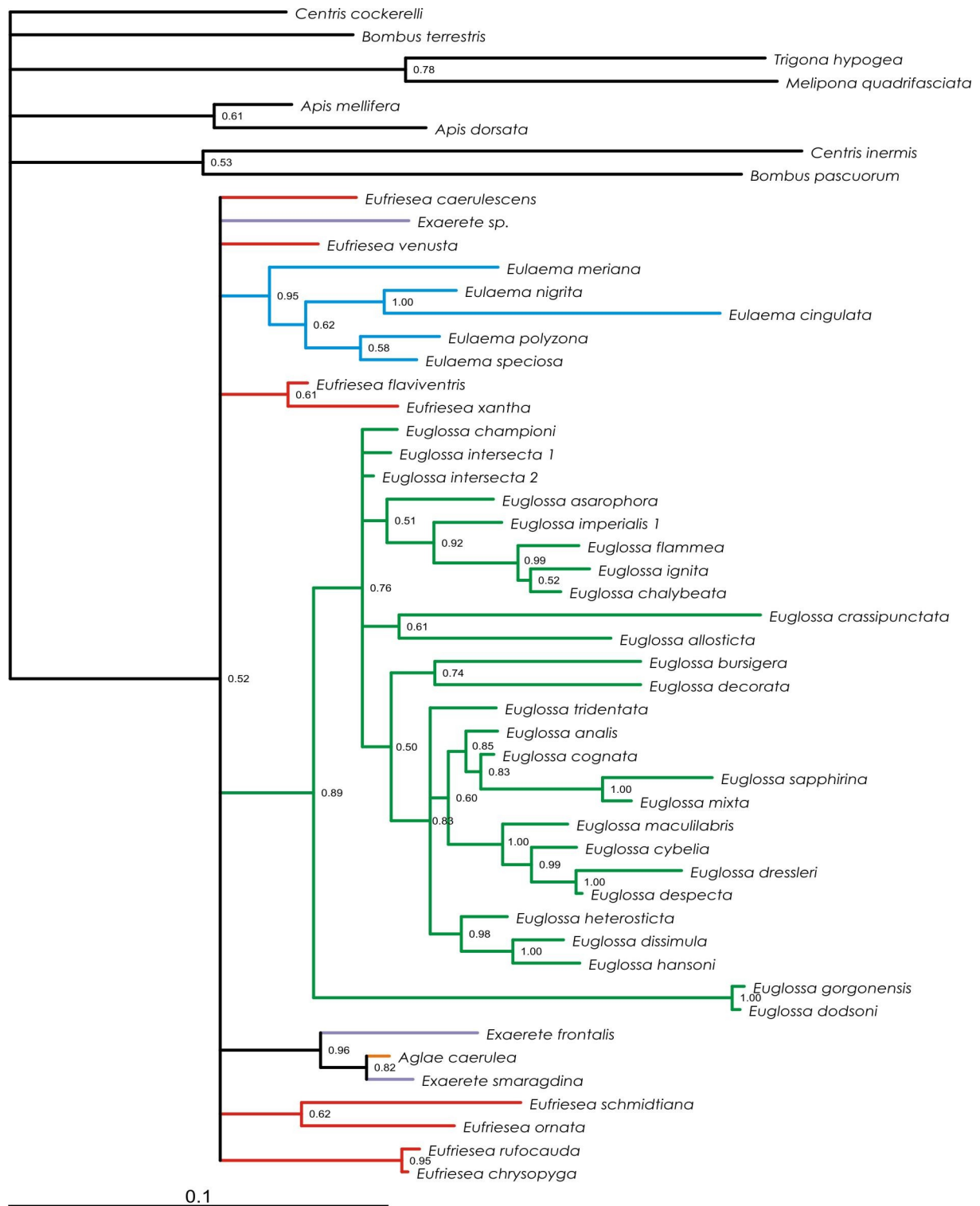




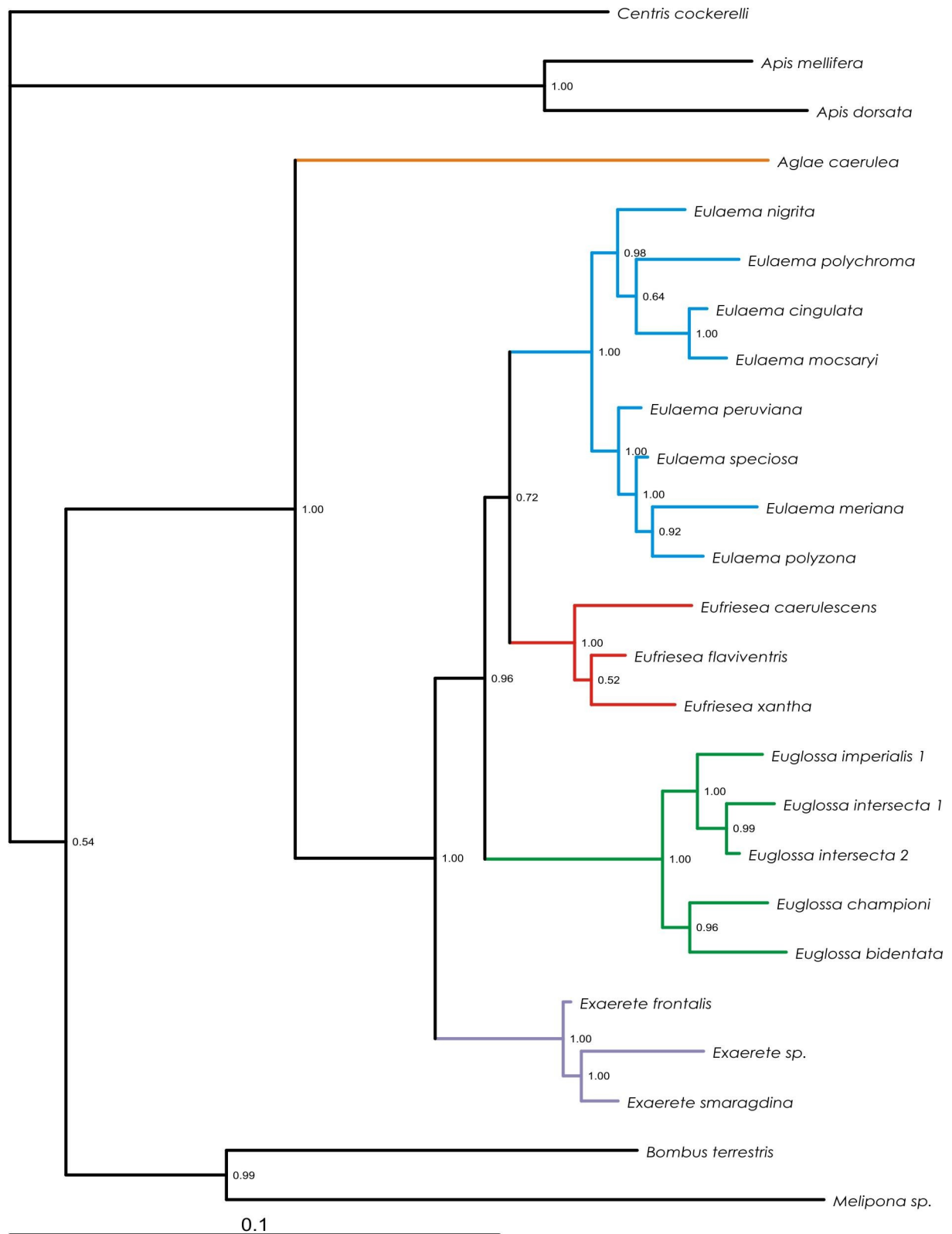
Anexo 16. Filogenia construída a partir da análise conjunta das partições COI+Efla (23 terminais e 1514 caracteres) através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.



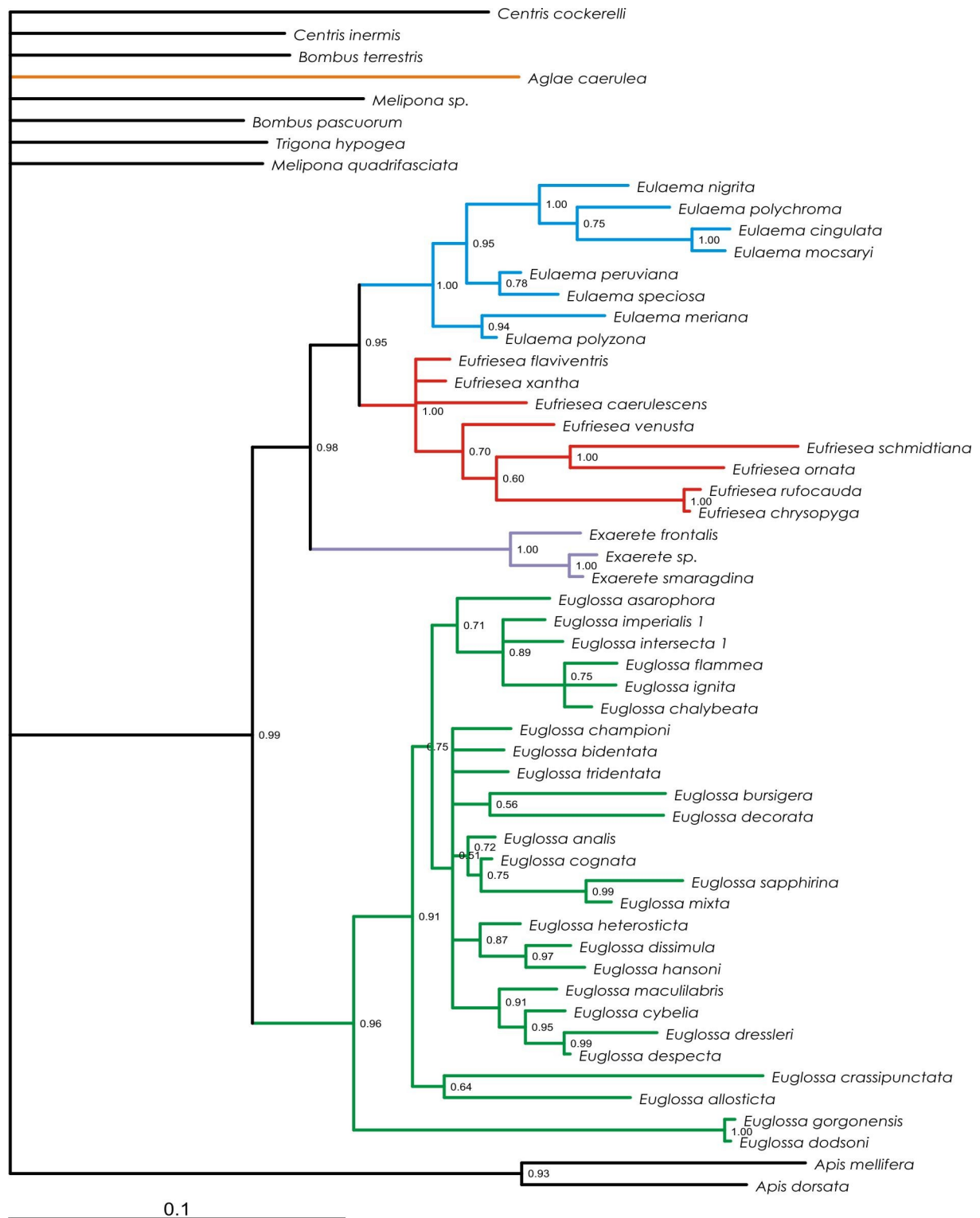
Anexo 17. Filogenia construída a partir da análise conjunta das partições COI+LwRh (27 terminais e 1476 caracteres) através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.



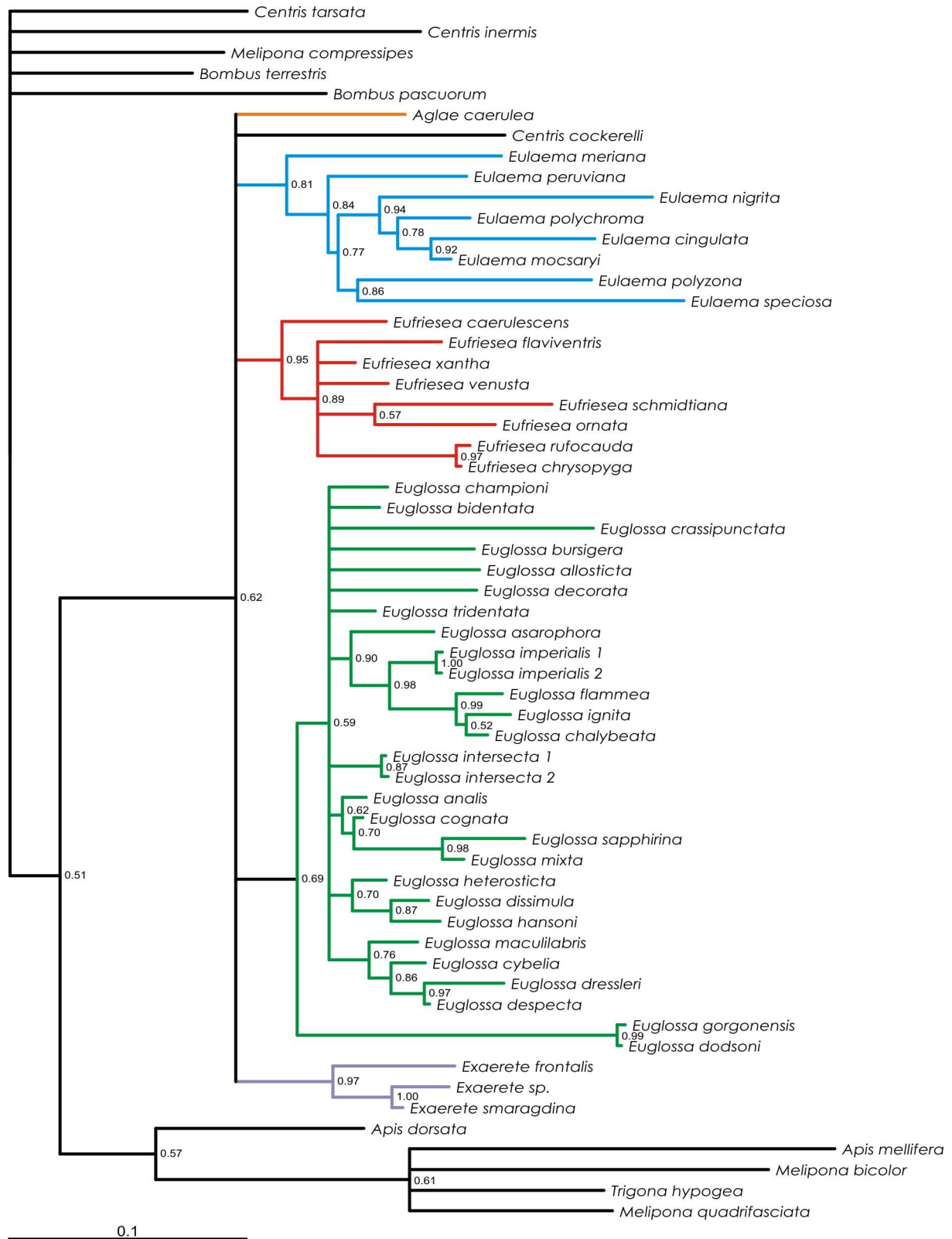
Anexo 18. Filogenia construída a partir da análise conjunta das partições Ef1a+CytB (51 terminais e 1286 caracteres) através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.



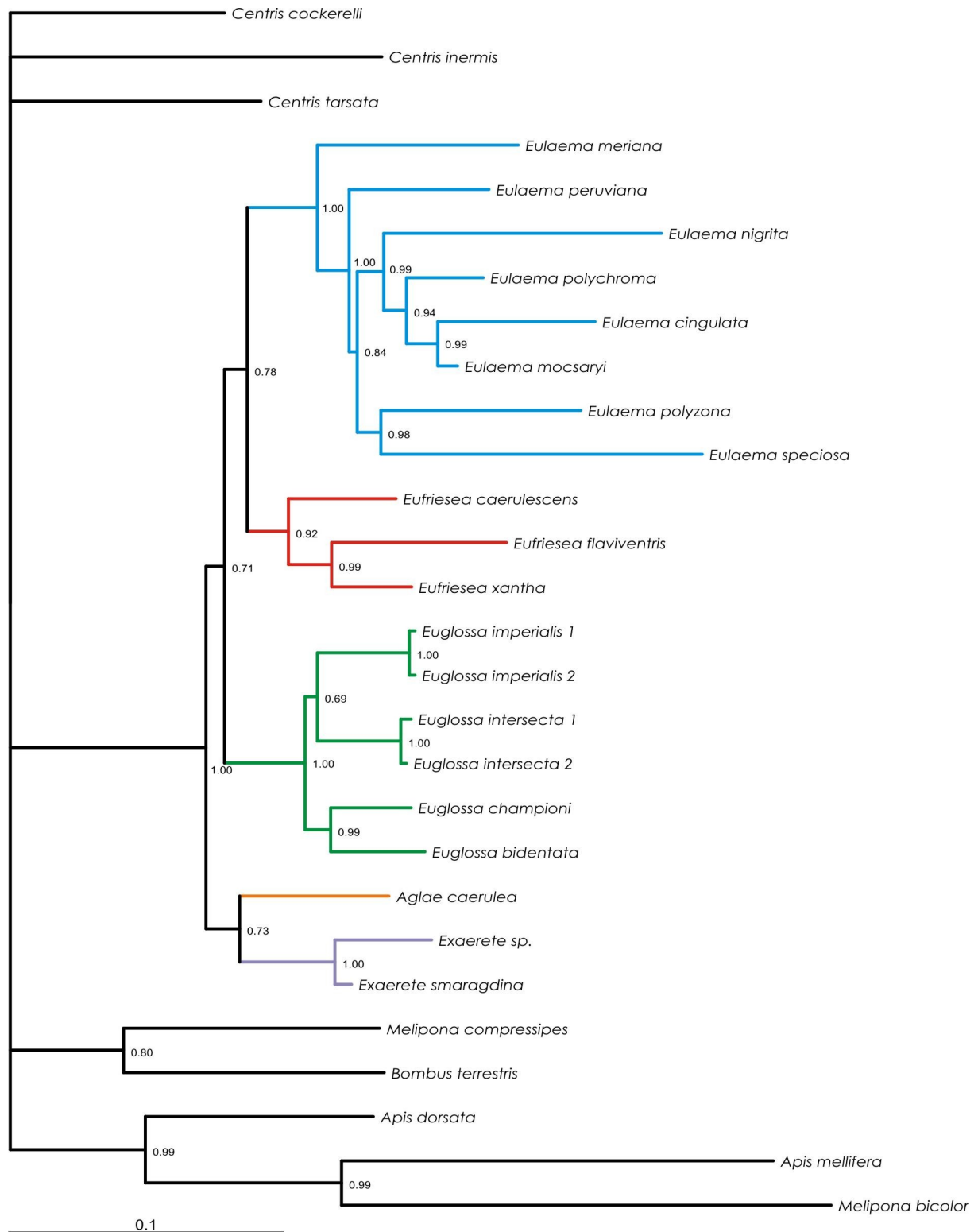
Anexo 19. Filogenia construída a partir da análise conjunta das partições Efla+LwRh (25 terminais e 1248 caracteres) através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.



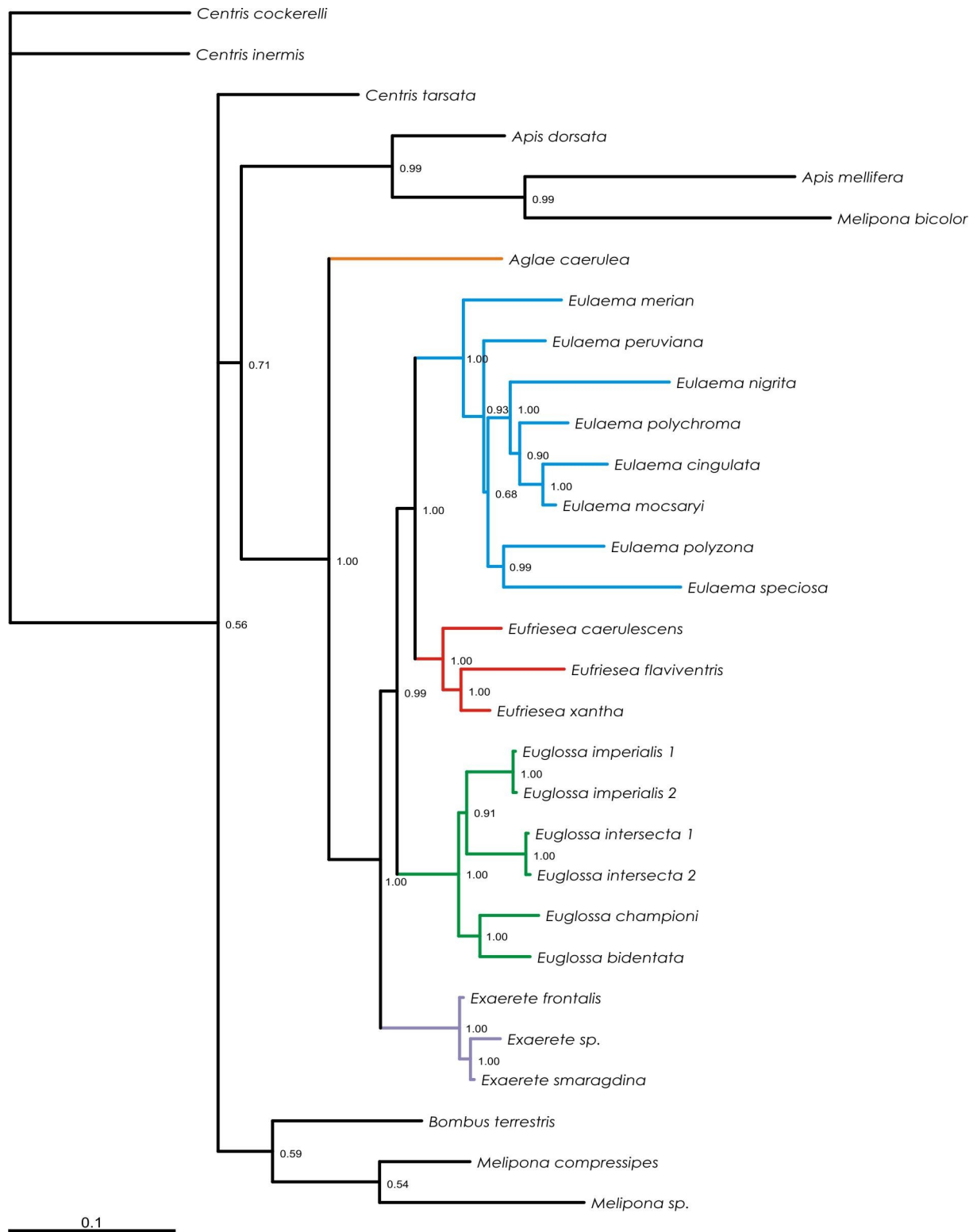
Anexo 20. Filogenia construída a partir da análise conjunta das partições LwRh+CytB (55 terminais e 1248 caracteres) através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.



Anexo 21. Filogenia construída a partir da análise conjunta das partições 16S+COI+CytB (59 terminais e 1981 caracteres) através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.

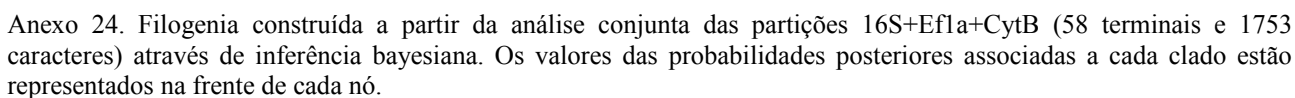


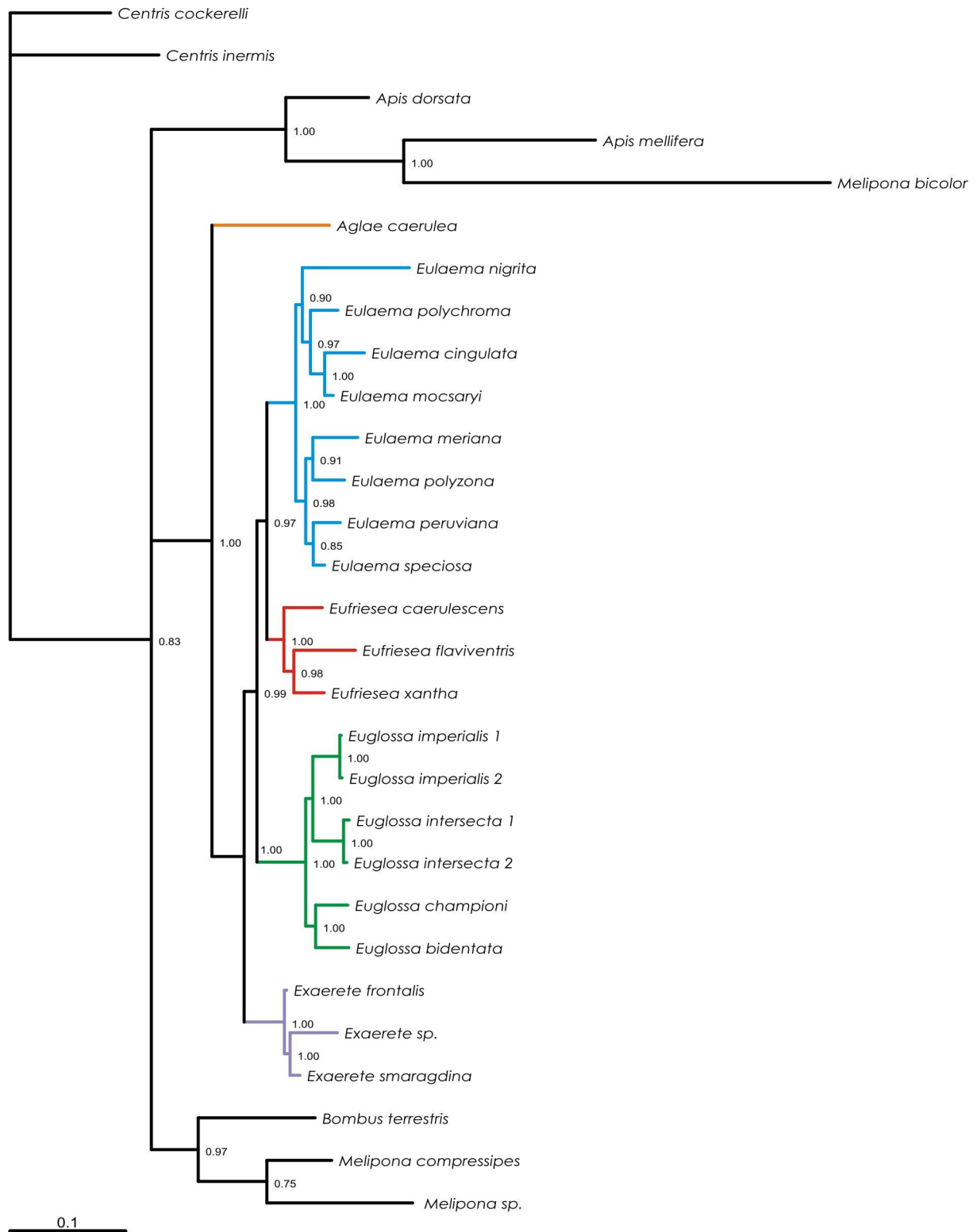
Anexo 22. Filogenia construída a partir da análise conjunta das partições 16S+COI+Ef1a (28 terminais e 1981 caracteres) através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.



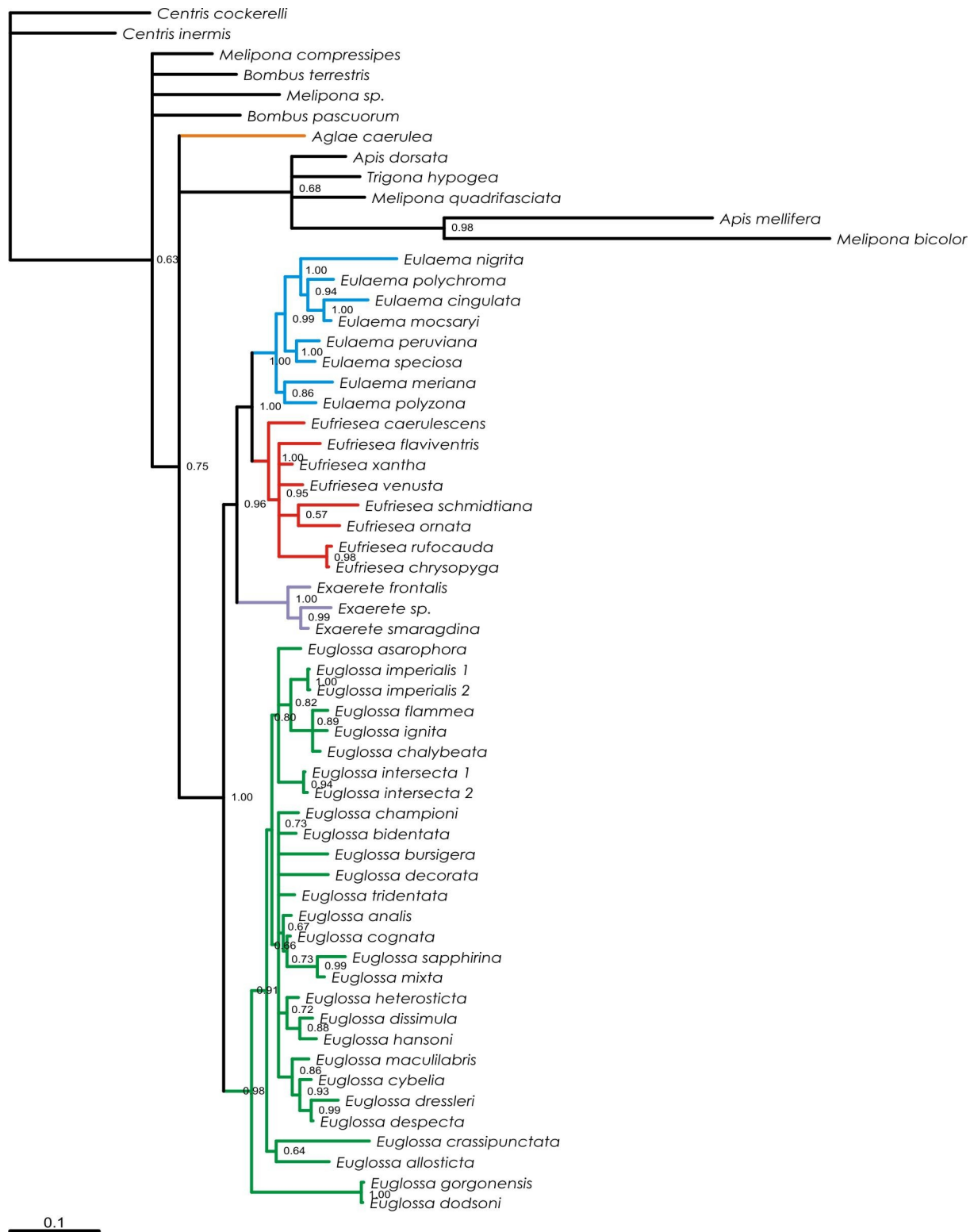
Anexo 23. Filogenia construída a partir da análise conjunta das partições 16S+COI+LwRh (30 terminais e 1943 caracteres) através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.



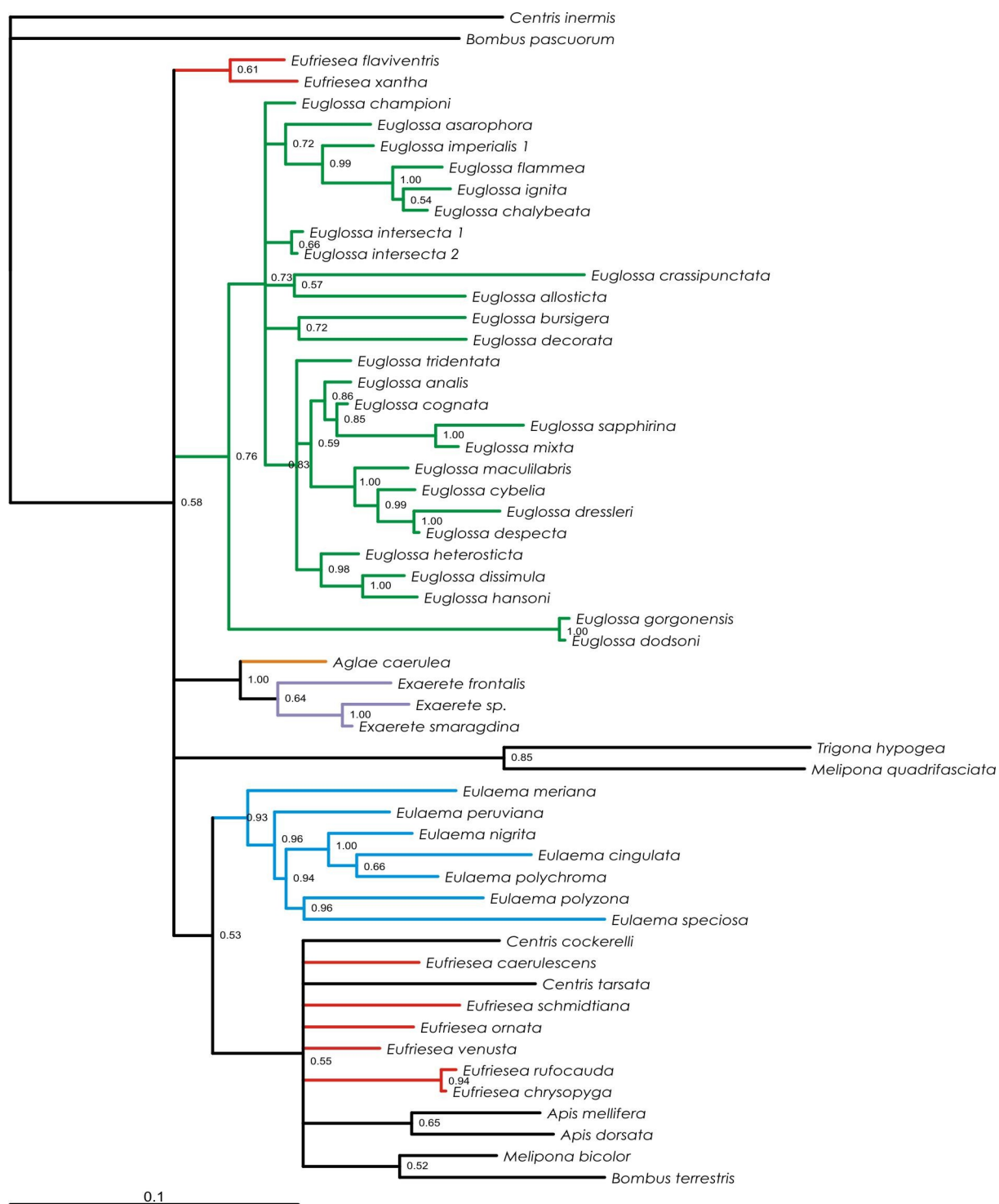




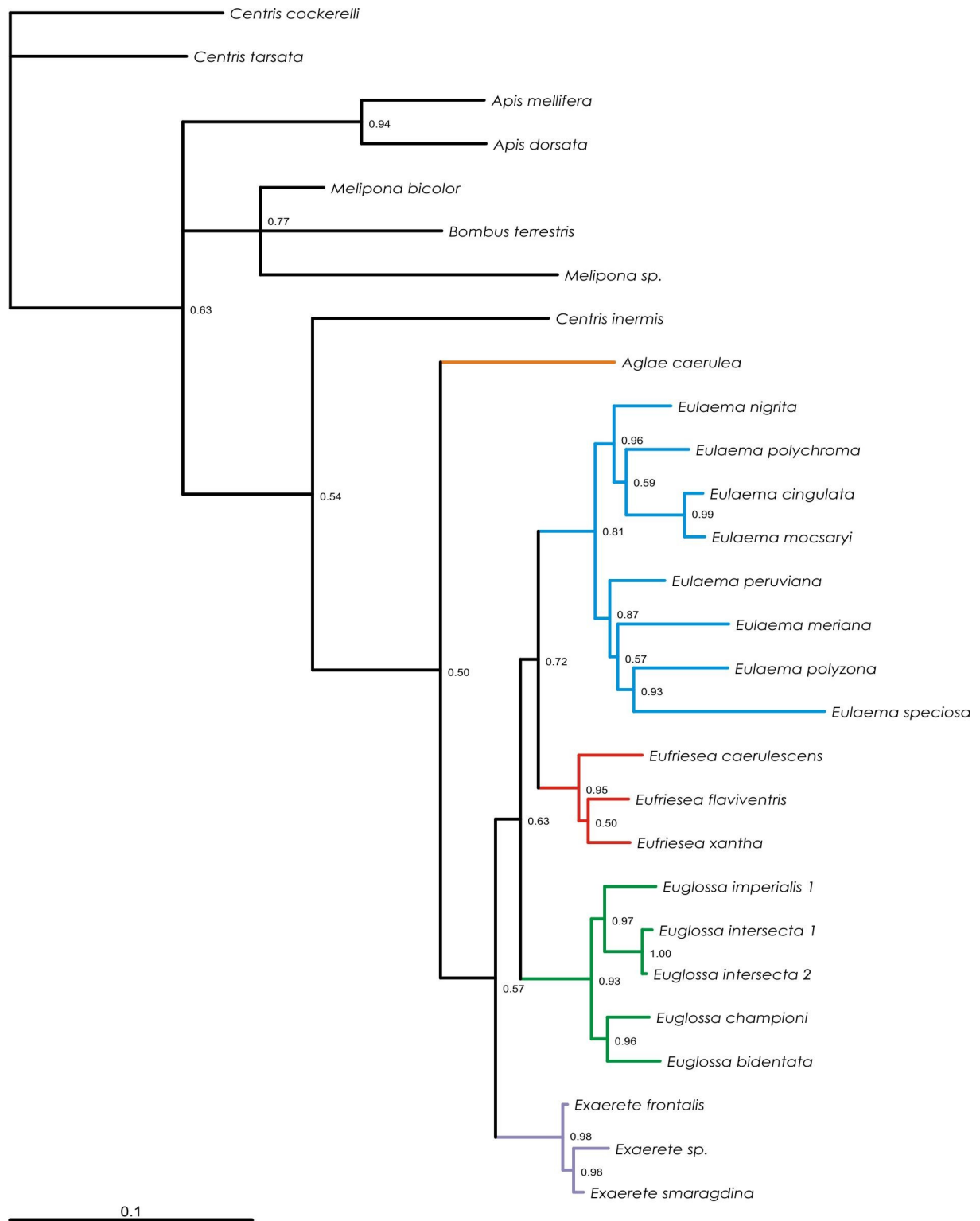
Anexo 25. Filogenia construída a partir da análise conjunta das partições 16S+Ef1a+LwRh (29 terminais e 1715 caracteres) através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.



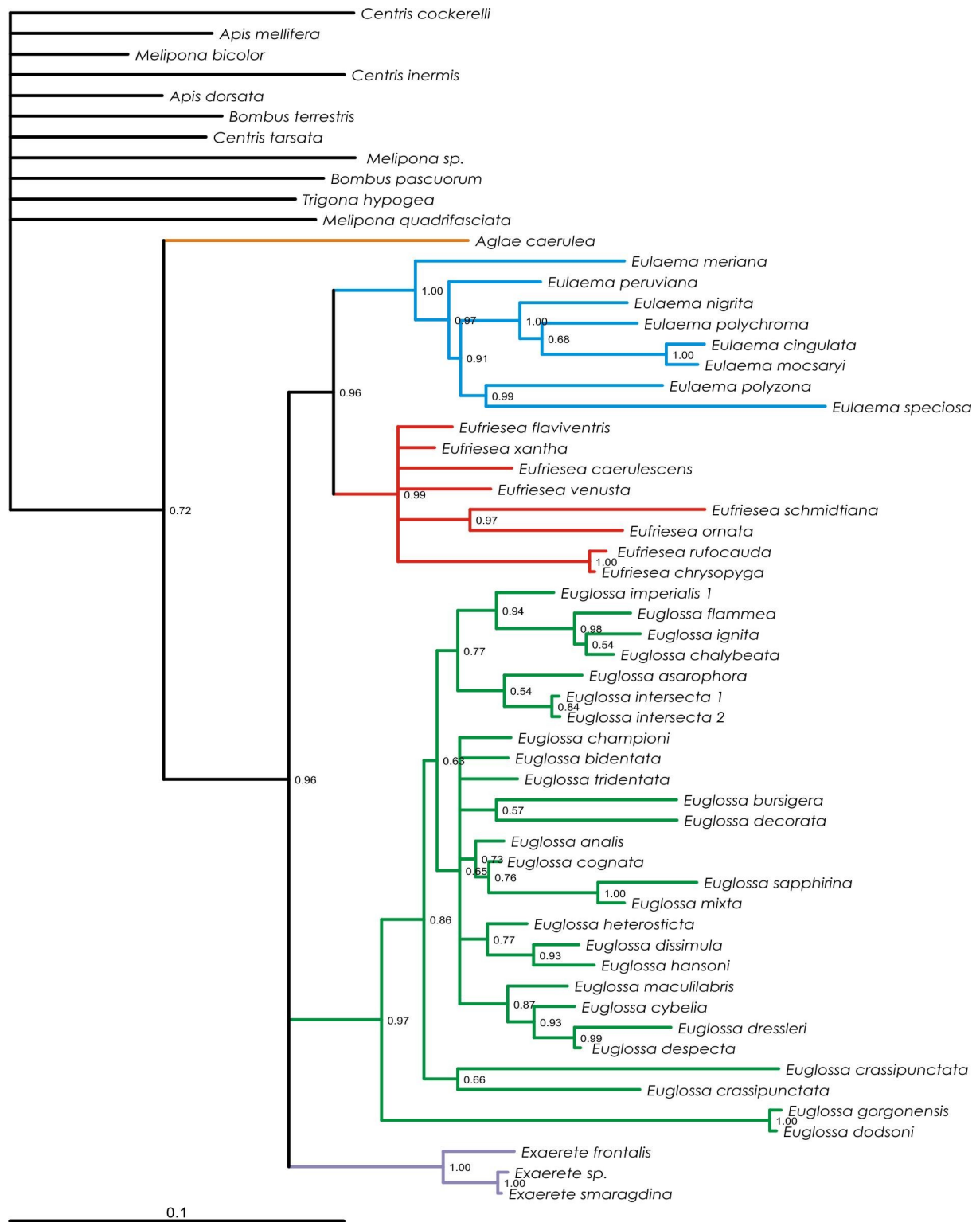
Anexo 26. Filogenia construída a partir da análise conjunta das partições 16S+LwRh+CytB (59 terminais e 1715 caracteres) através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.



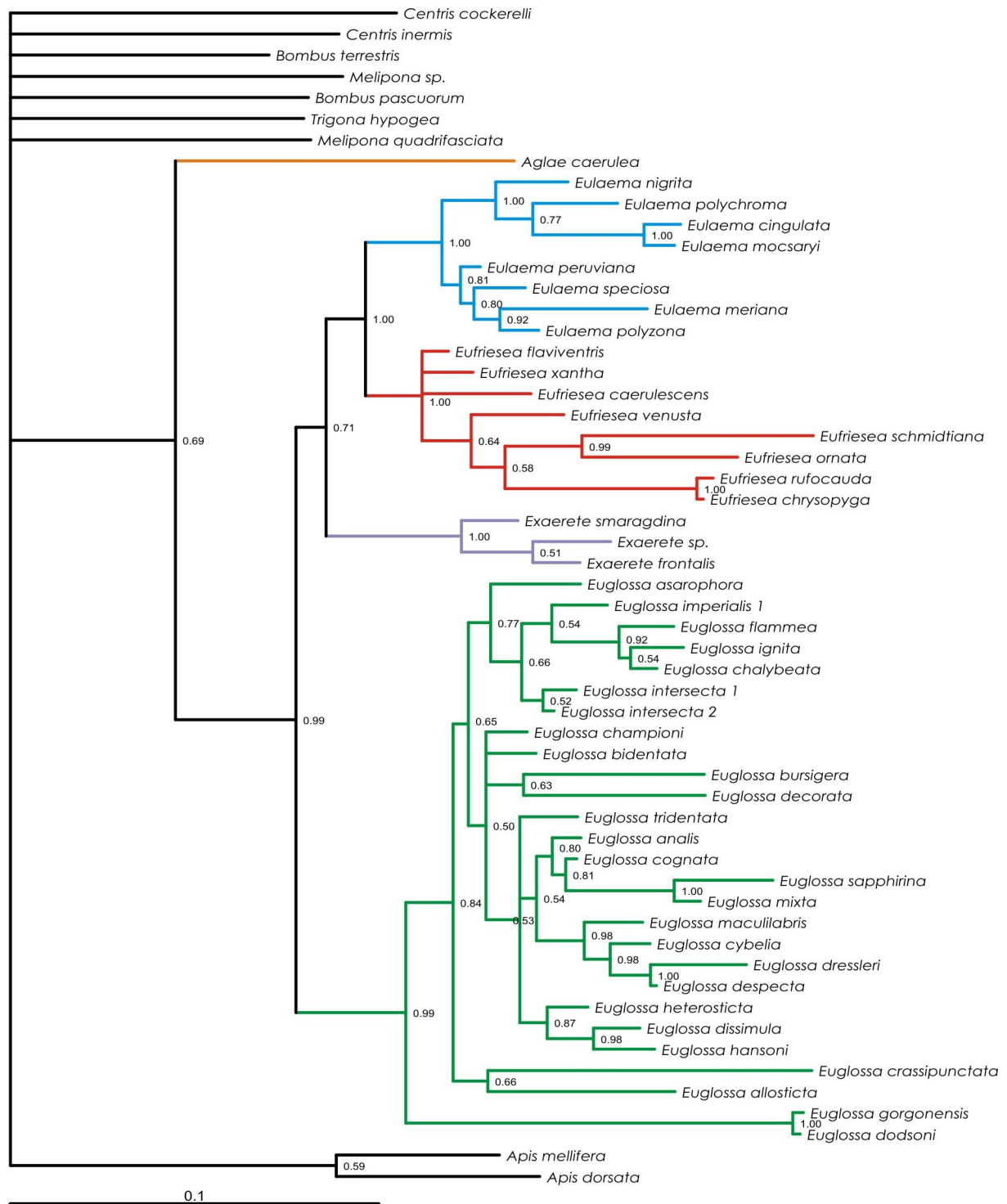
Anexo 27. Filogenia construída a partir da análise conjunta das partições COI+Efla+CytB (55 terminais e 2157 caracteres) através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.



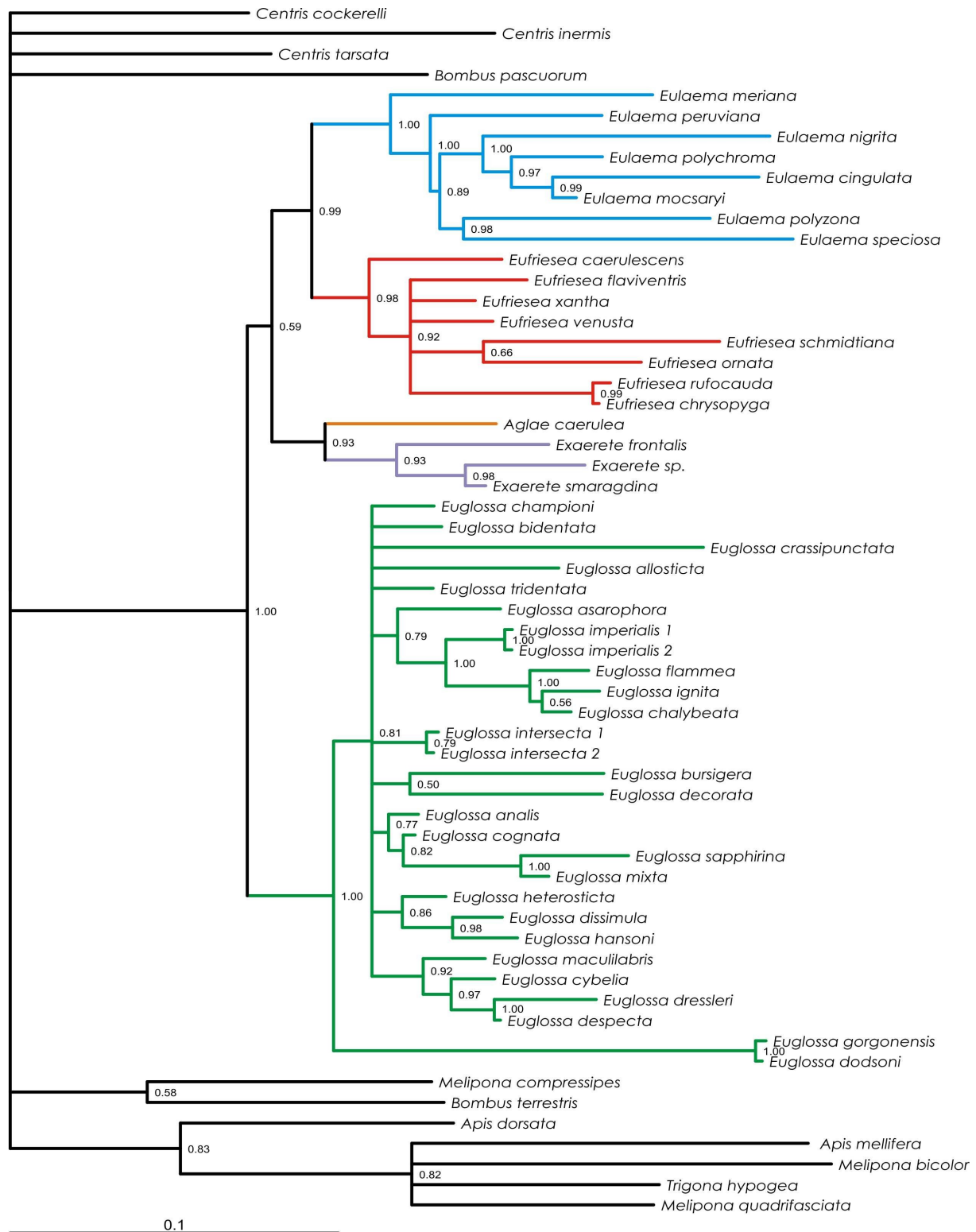
Anexo 28. Filogenia construída a partir da análise conjunta das partições COI+Efla+LwRh (28 terminais e 2119 caracteres) através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.



Anexo 29. Filogenia construída a partir da análise conjunta das partições COI+LwRh+CytB (58 terminais e 2119 caracteres) através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.

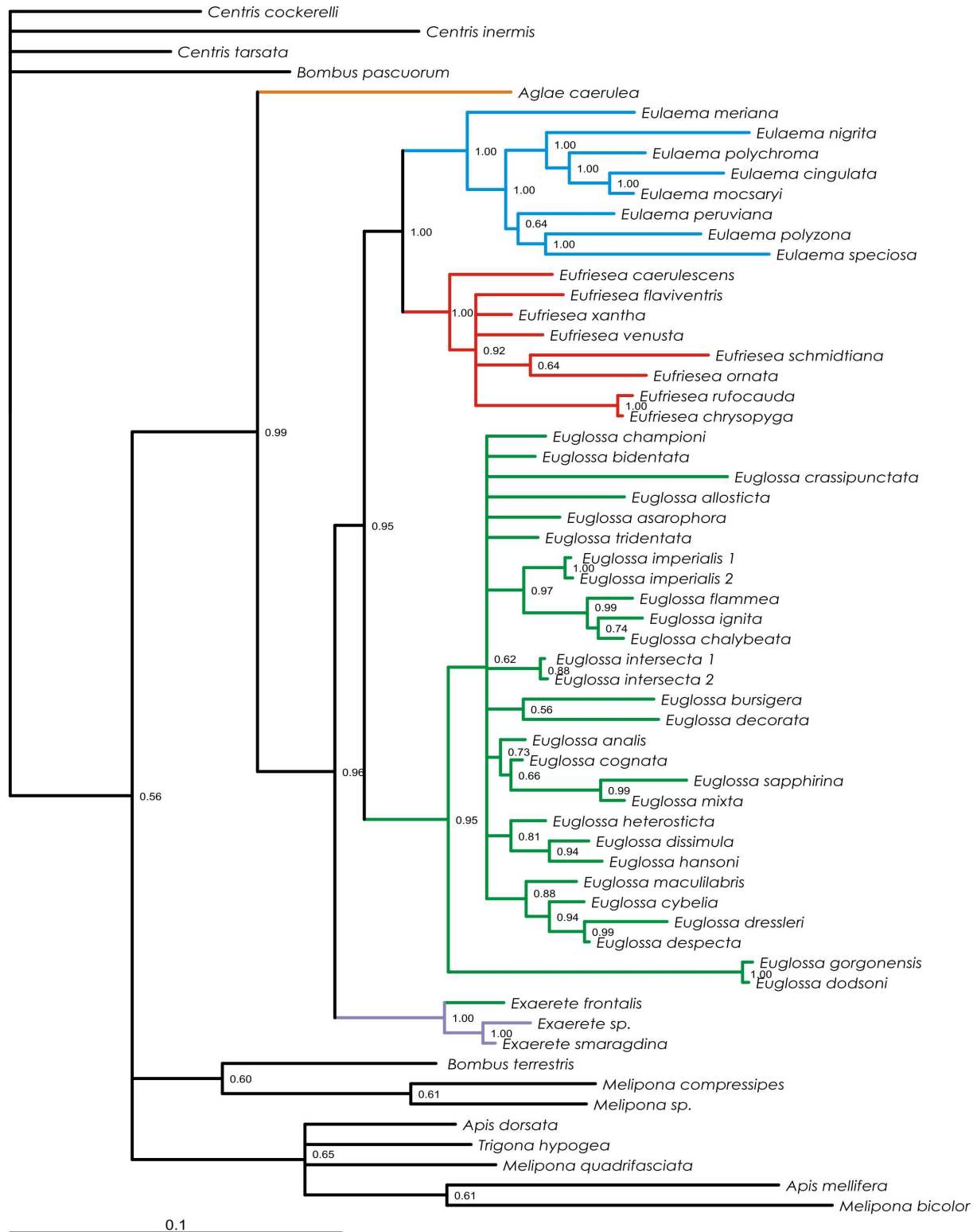


Anexo 30. Filogenia construída a partir da análise conjunta das partições Efla+LwRh+CytB (55 terminais e 2157 caracteres) através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.

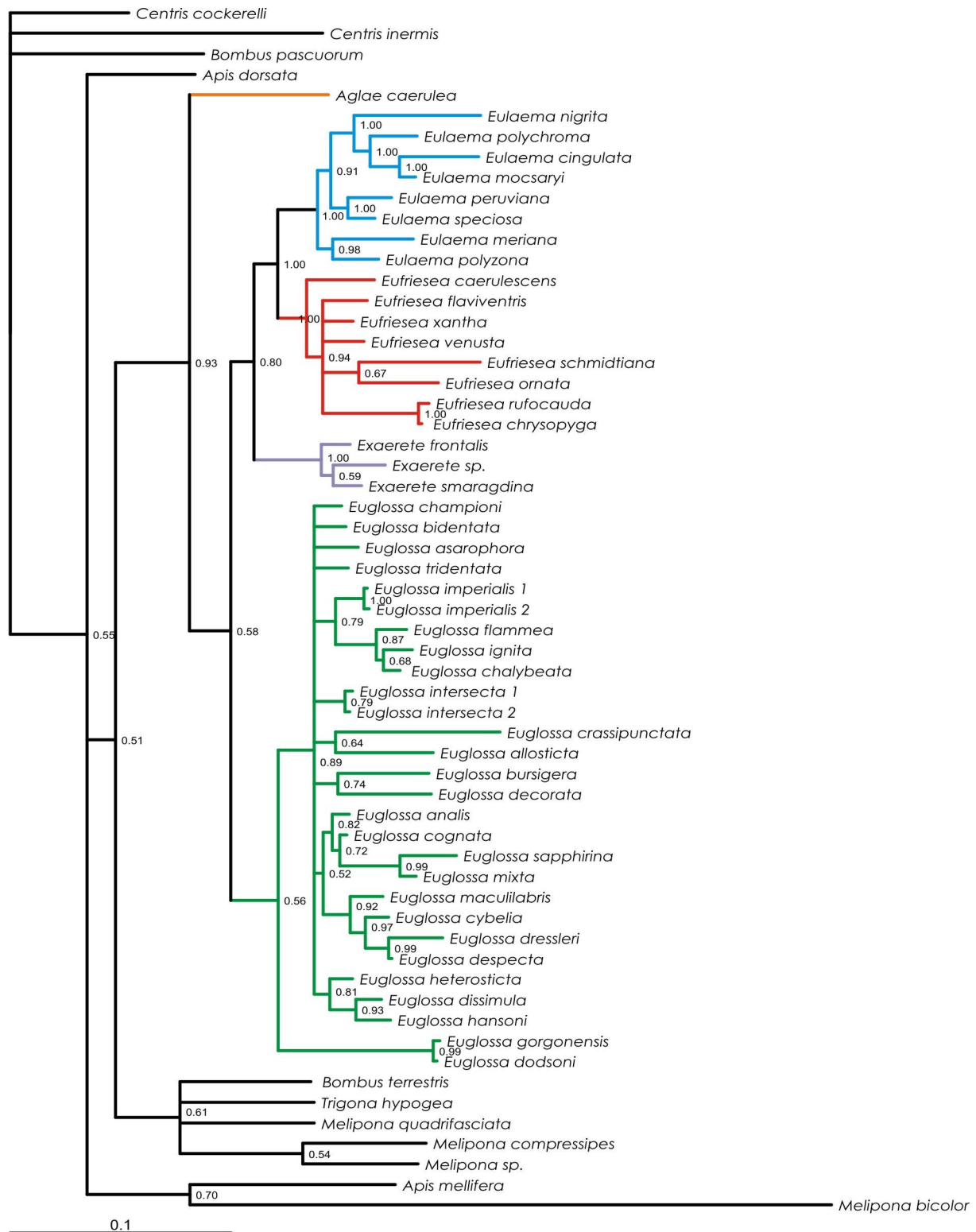


Anexo 31. Filogenia construída a partir da análise conjunta das partições 16S+COI+Ef1a+CytB (58 terminais e 2624 caracteres) através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.

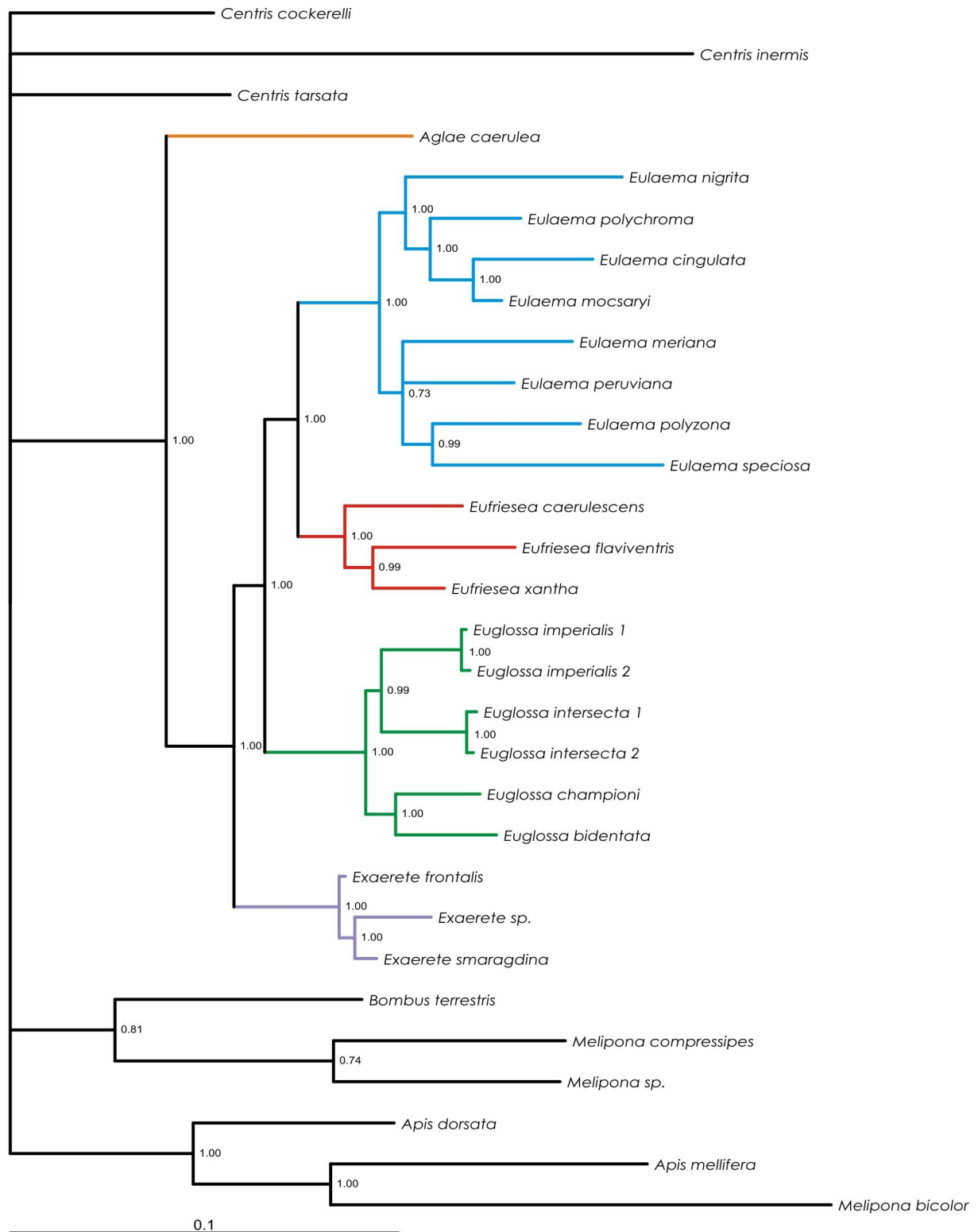




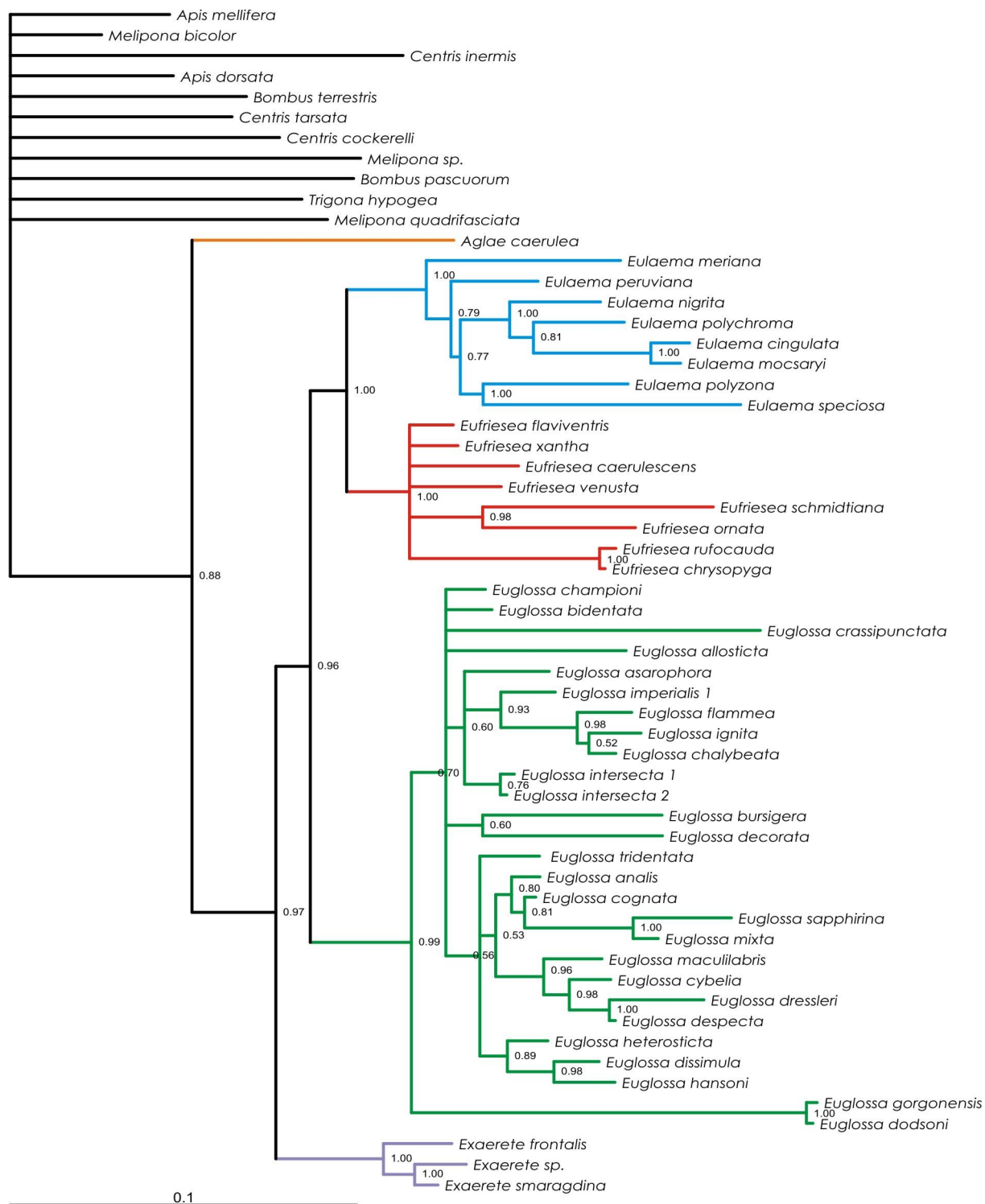
Anexo 32. Filogenia construída a partir da análise conjunta das partições 16S+COI+LwRh+CytB (59 terminais e 2586 caracteres) através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.



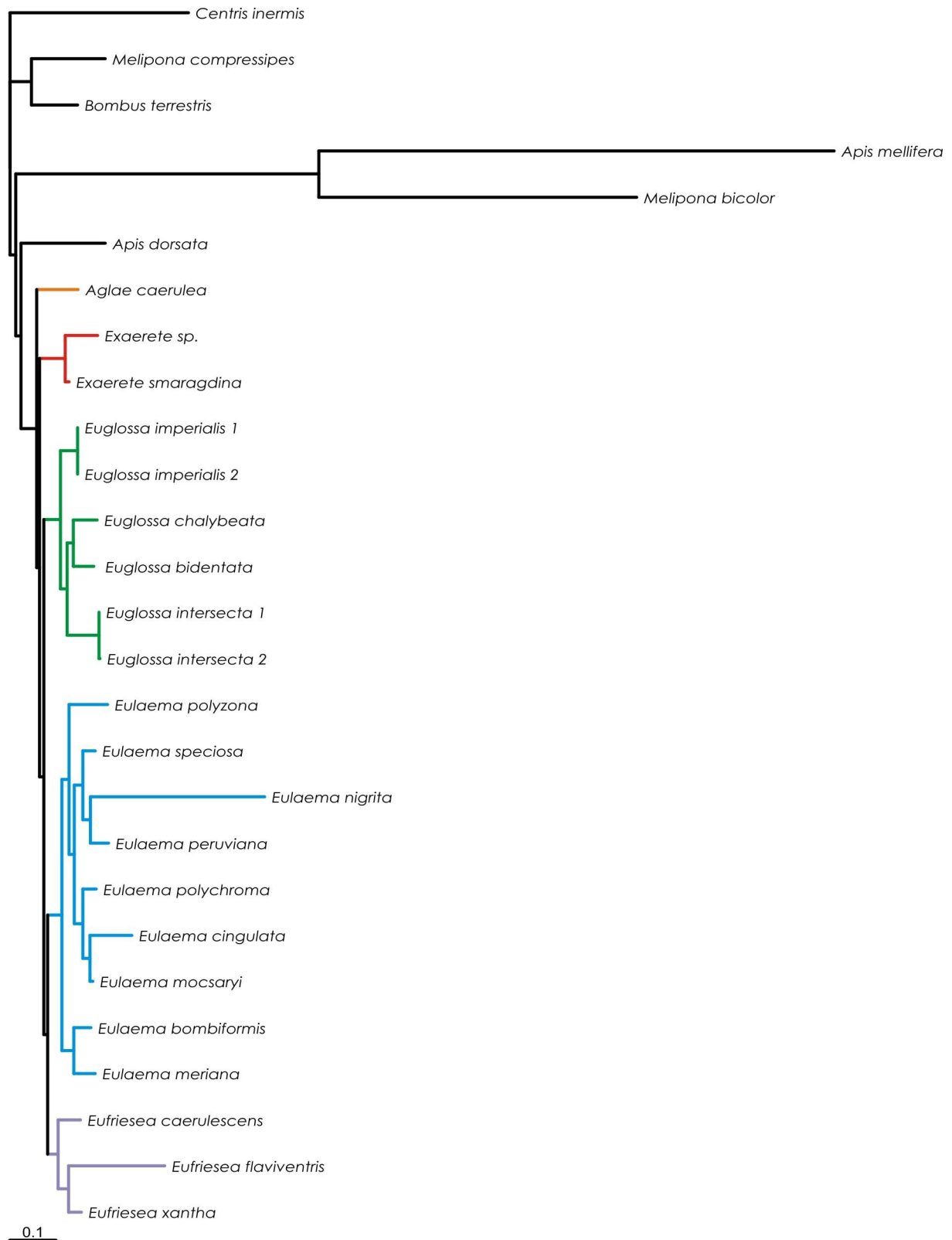
Anexo 33. Filogenia construída a partir da análise conjunta das partições 16S+Efla+LwRh+CytB (58 terminais e 2358 caracteres) através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.



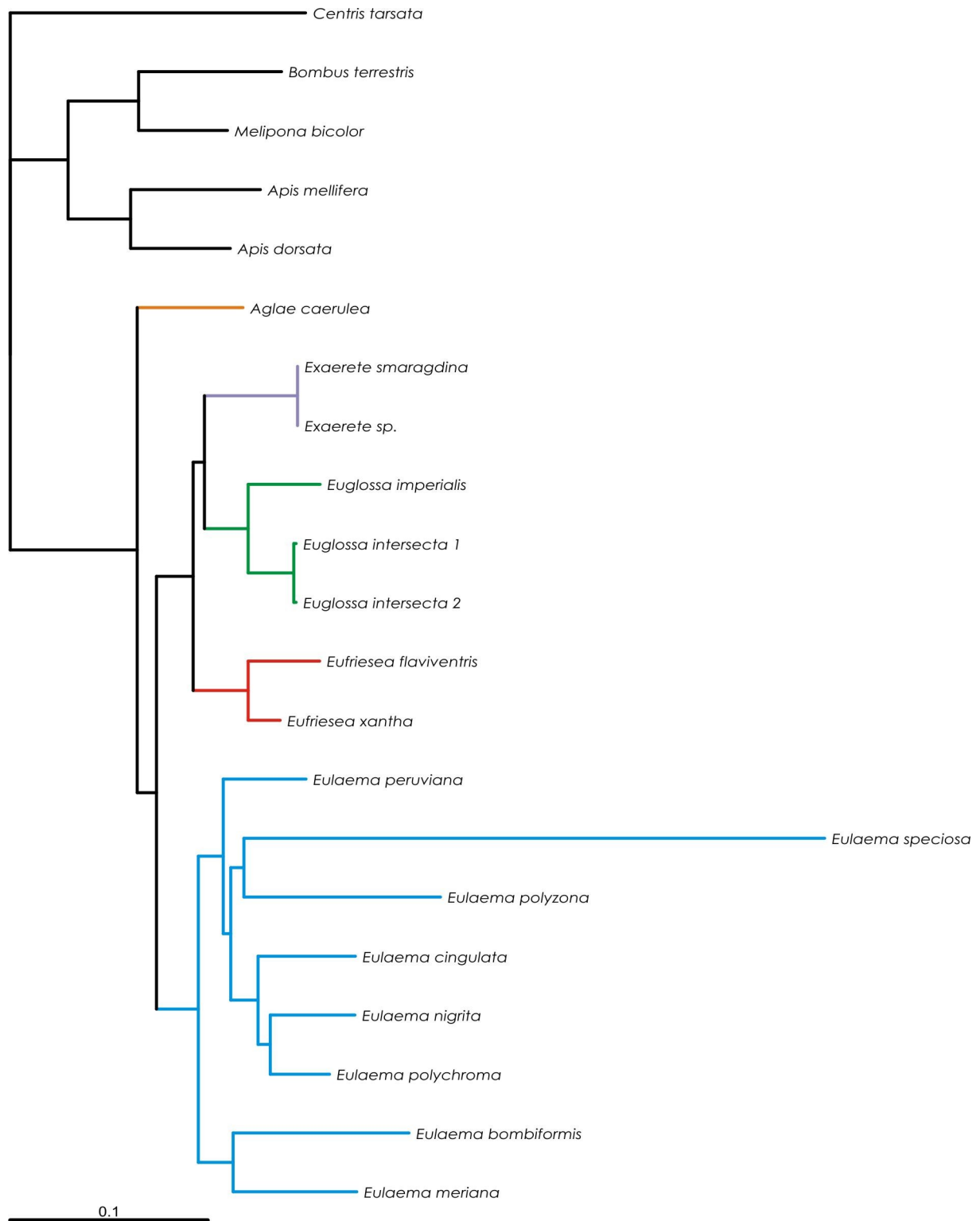
Anexo 34. Filogenia construída a partir da análise conjunta das partições 16S+COI+Efla+LwRh (30 terminais e 2586 caracteres) através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.



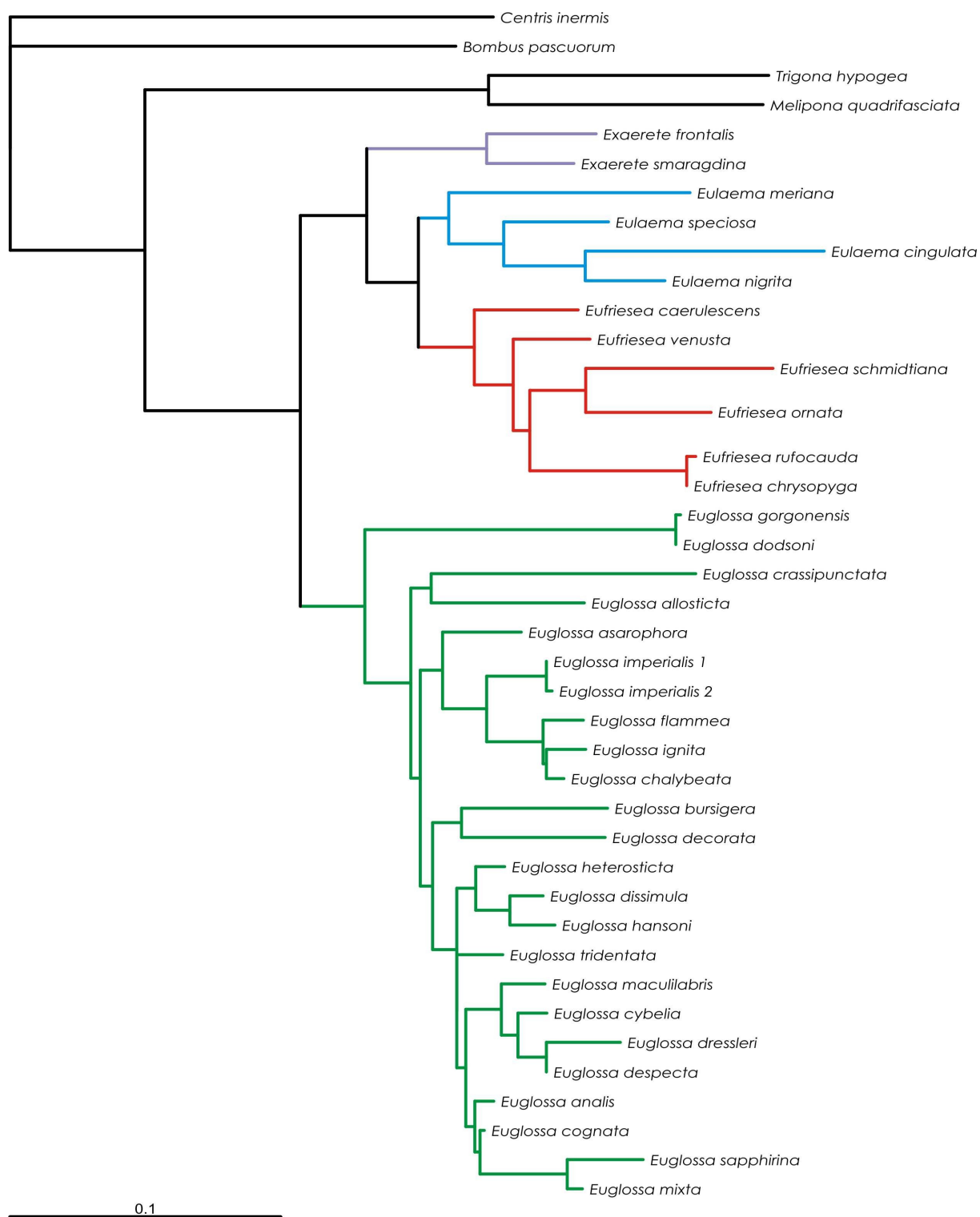
Anexo 35. Filogenia construída a partir da análise conjunta das partições COI+Efla+LwRh+CytB (58 terminais e 2762 caracteres) através de inferência bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores associadas a cada clado estão representados na frente de cada nó.



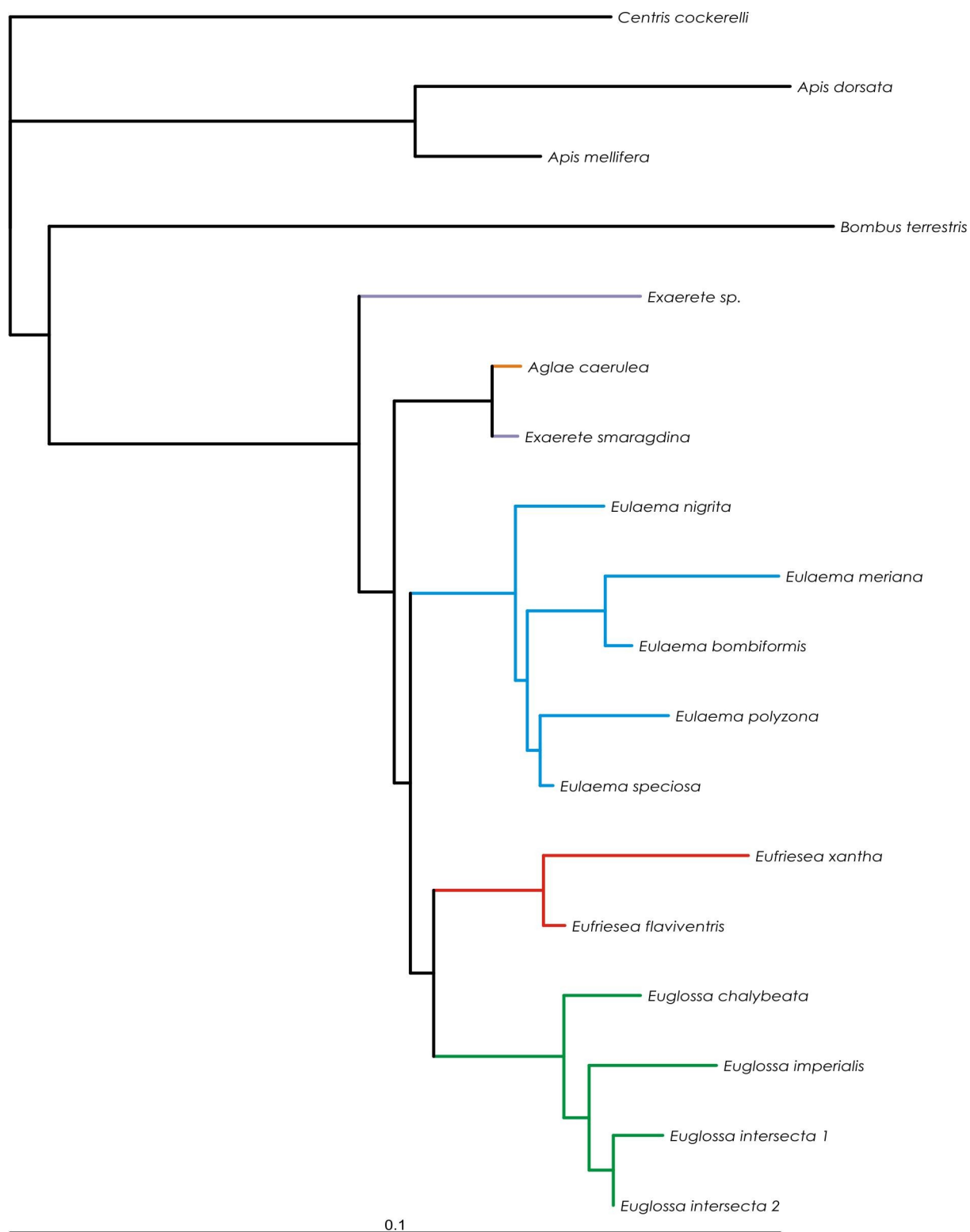
Anexo 36. Filogenia construída a partir da análise da partição 16S (27 terminais, 467 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.



Anexo 37. Filogenia construída a partir da análise da partição COI (21 terminais, 871 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.

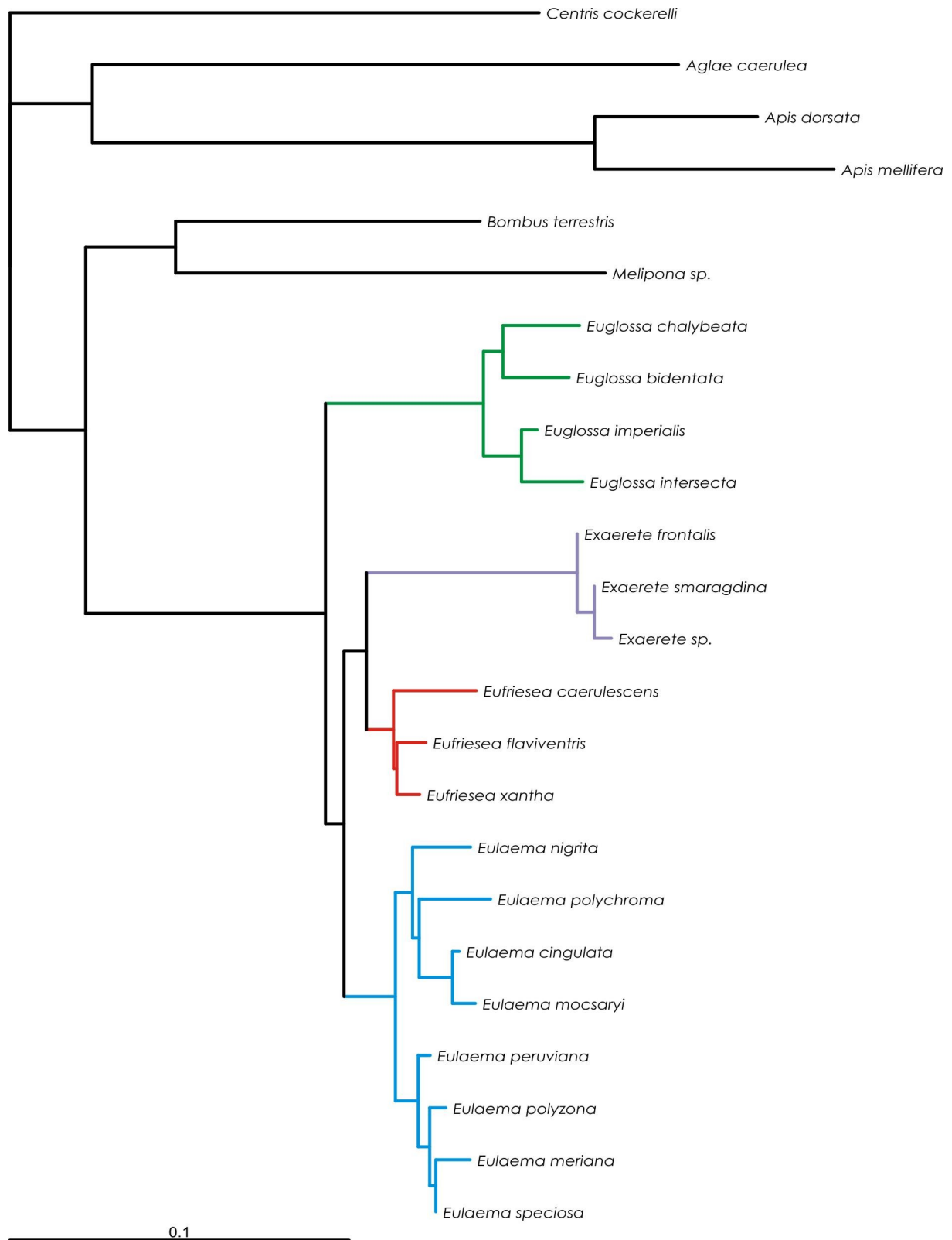


Anexo 38. Filogenia construída a partir da análise da partição CytB (41 terminais, 643 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.

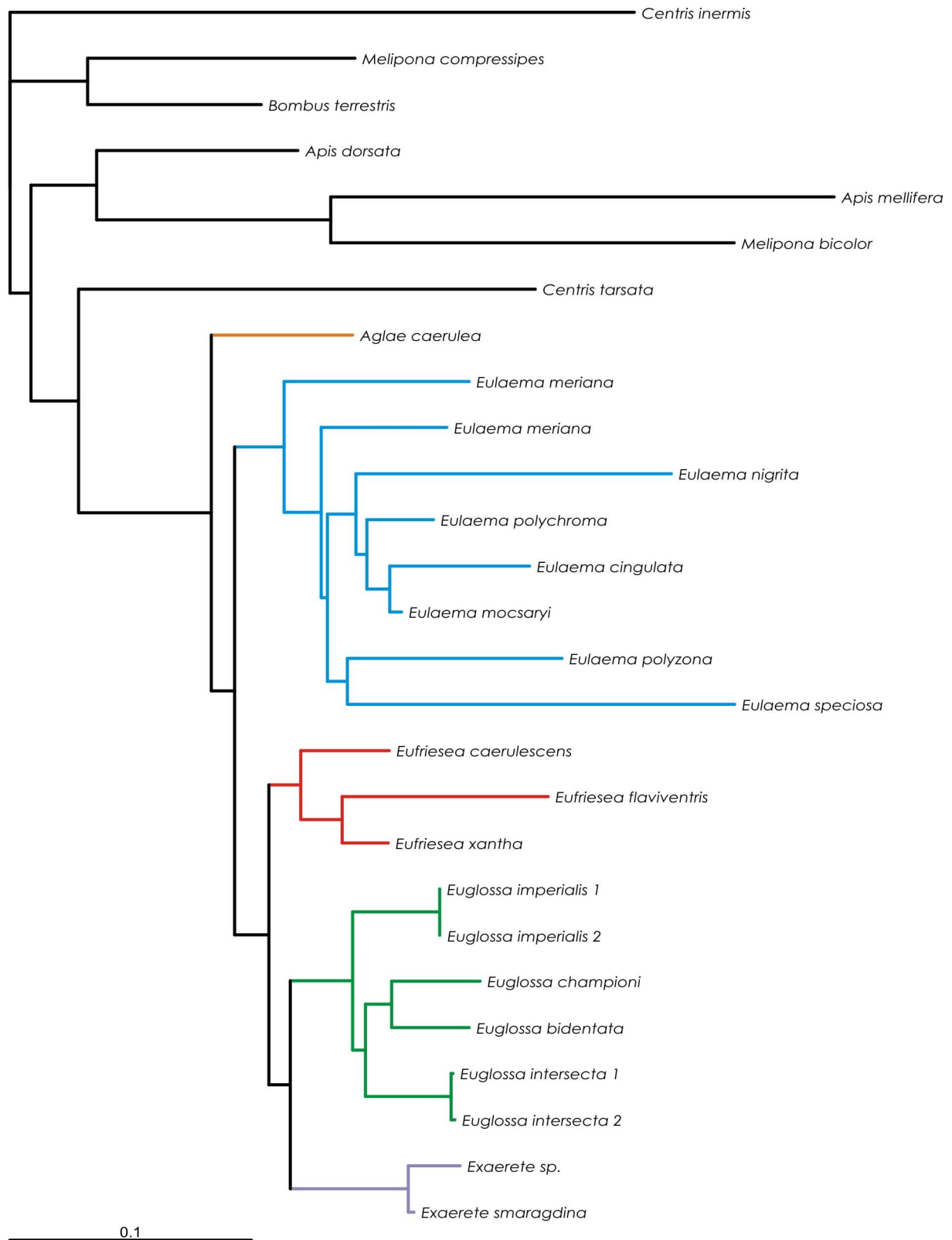


Anexo 39. Filogenia construída a partir da análise da partição Ef1a (18 terminais, 643 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.

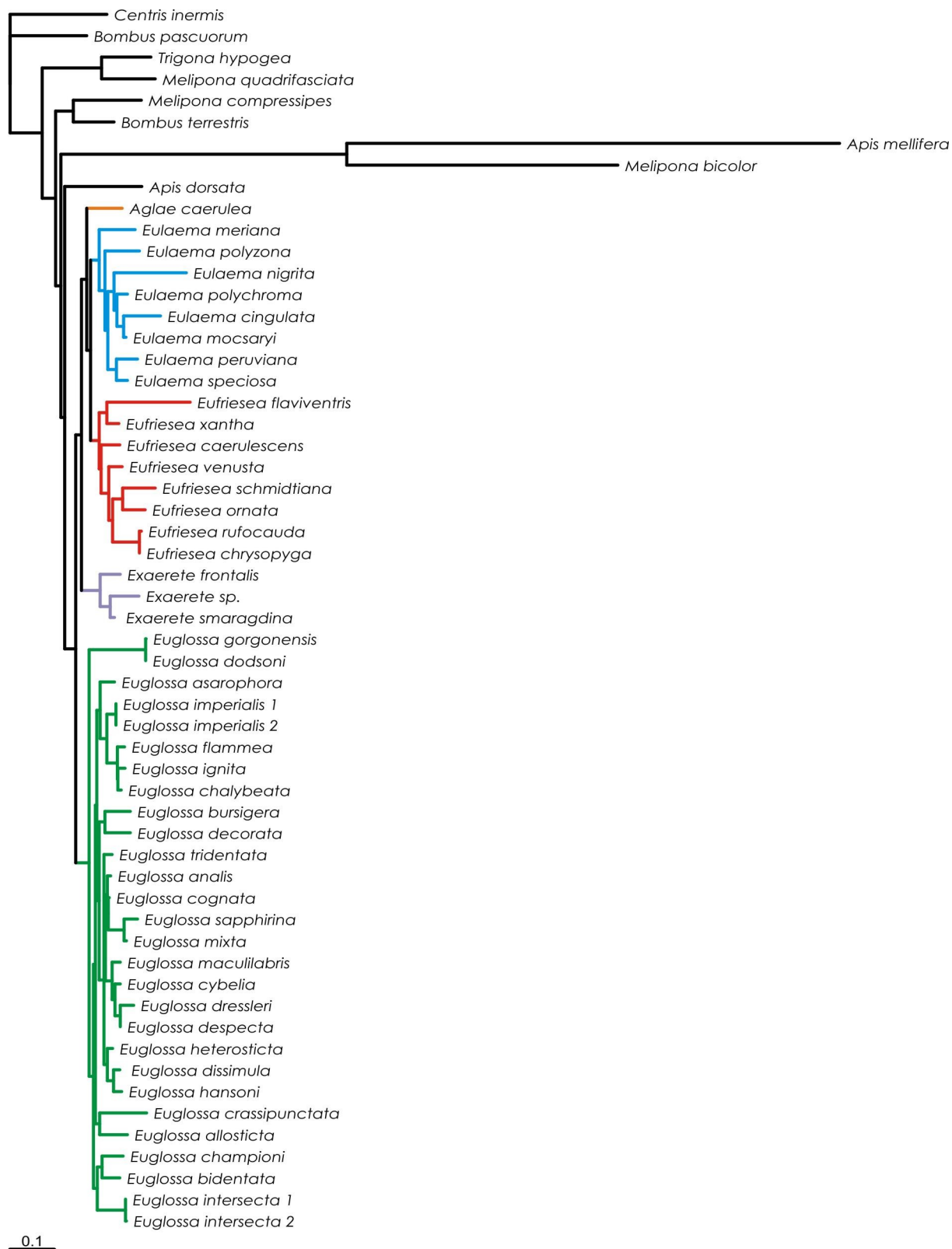




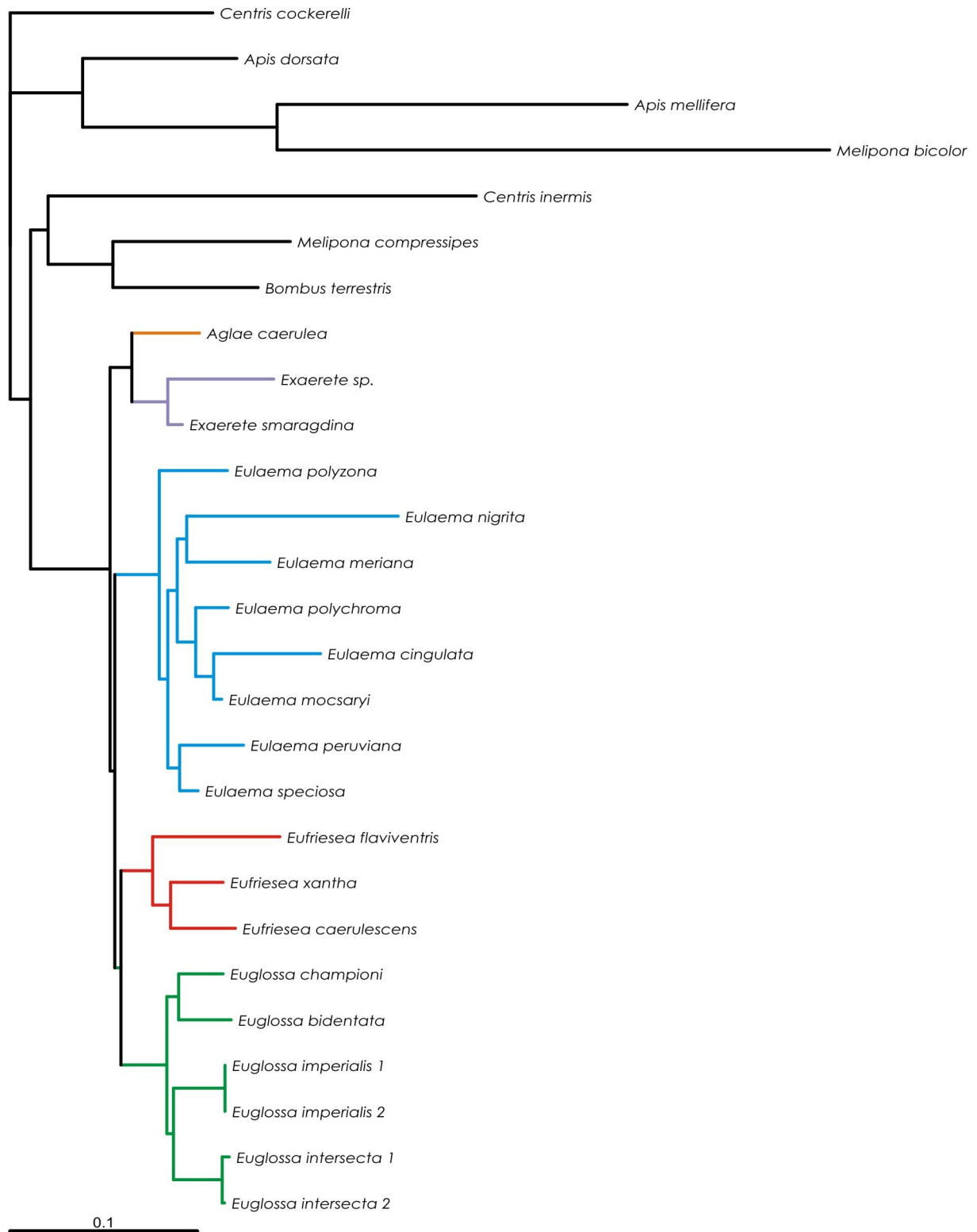
Anexo 40. Filogenia construída a partir da análise da partição LwRh (24 terminais, 605 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.



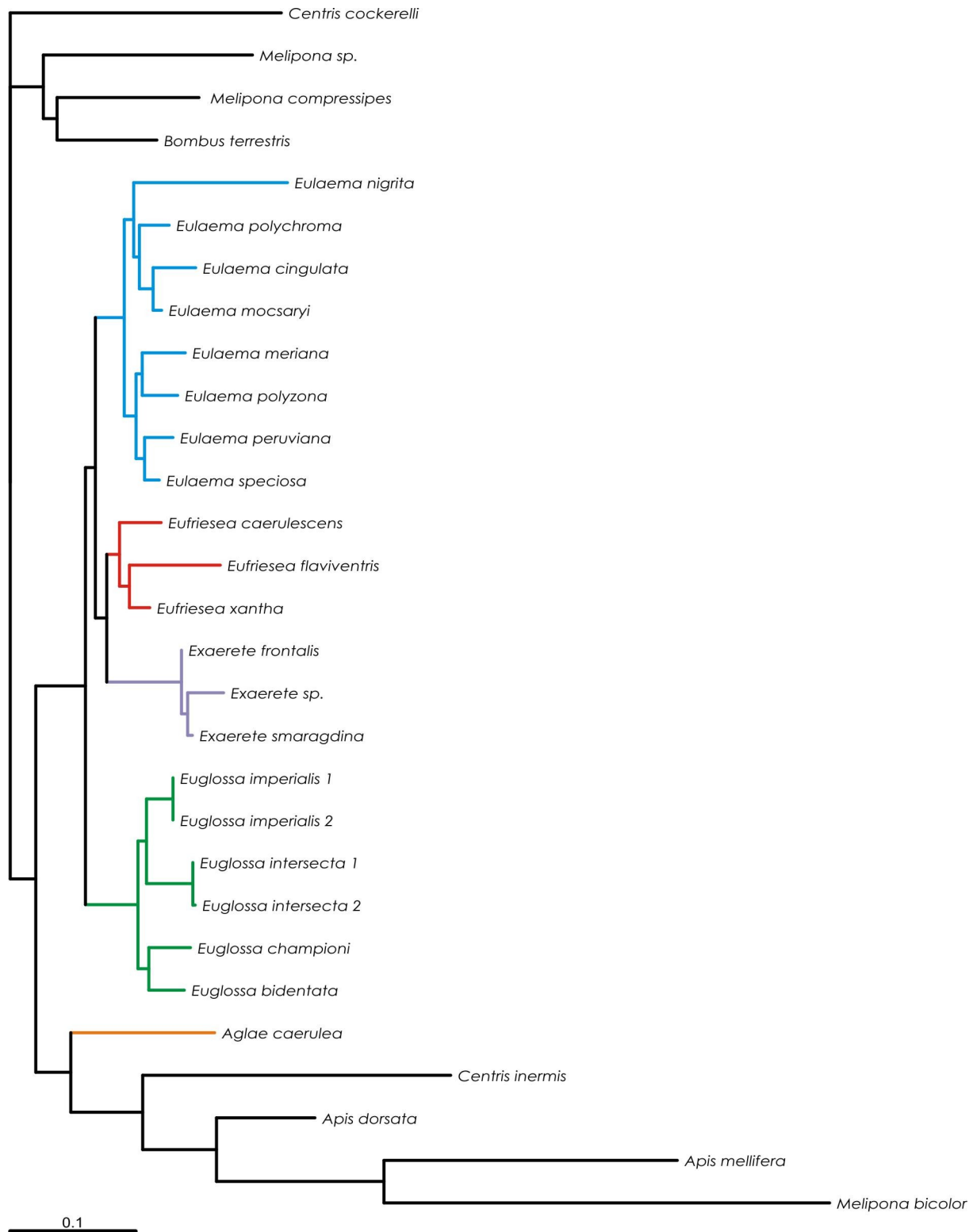
Anexo 41. Filogenia construída a partir da análise combinada das partições 16S+COI (27 terminais, 1338 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.



Anexo 42. Filogenia construída a partir da análise combinada das partições 16S+CytB (57 terminais, 1110 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.



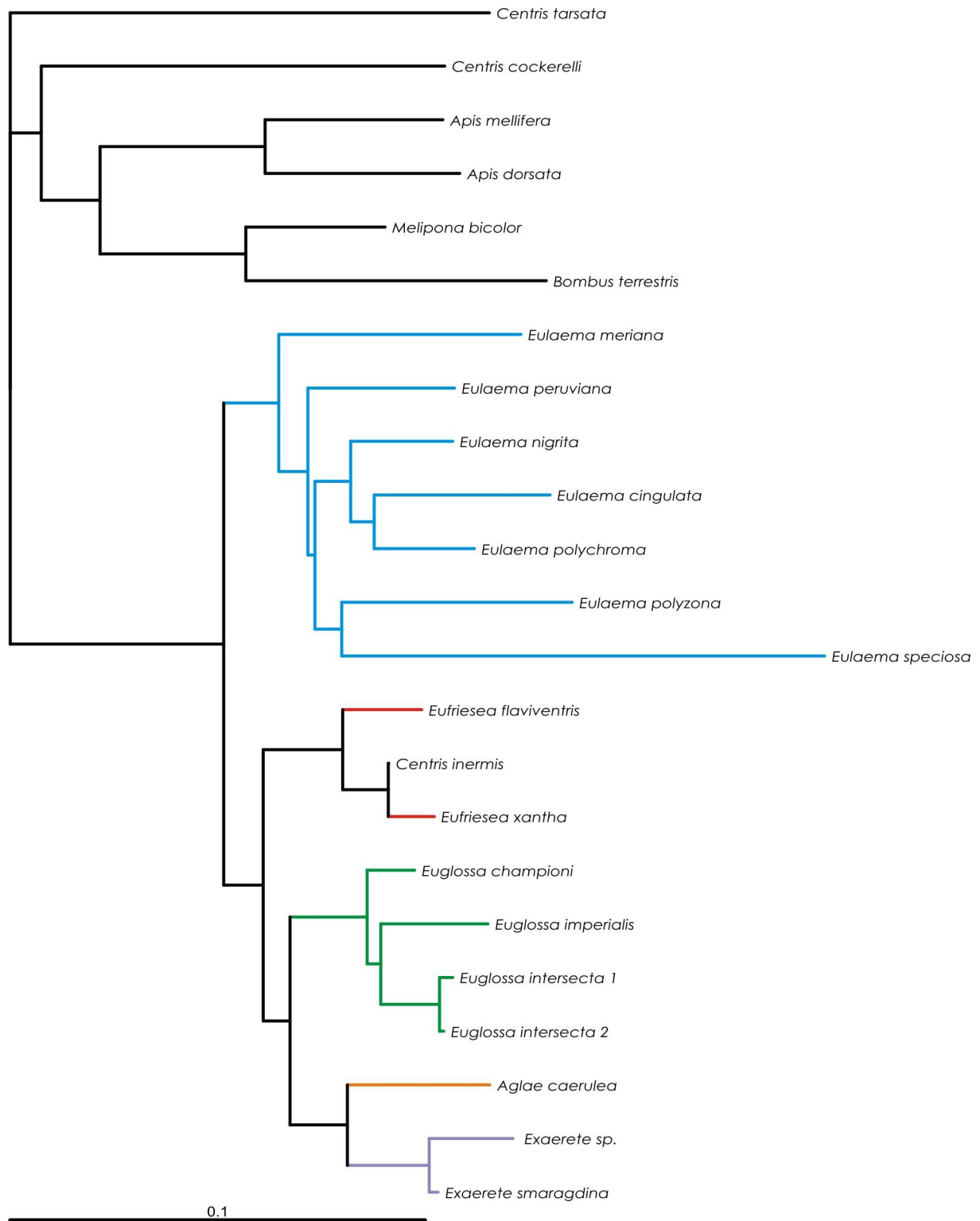
Anexo 43. Filogenia construída a partir da análise combinada das partições 16S+Ef1a (27 terminais, 1110 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.



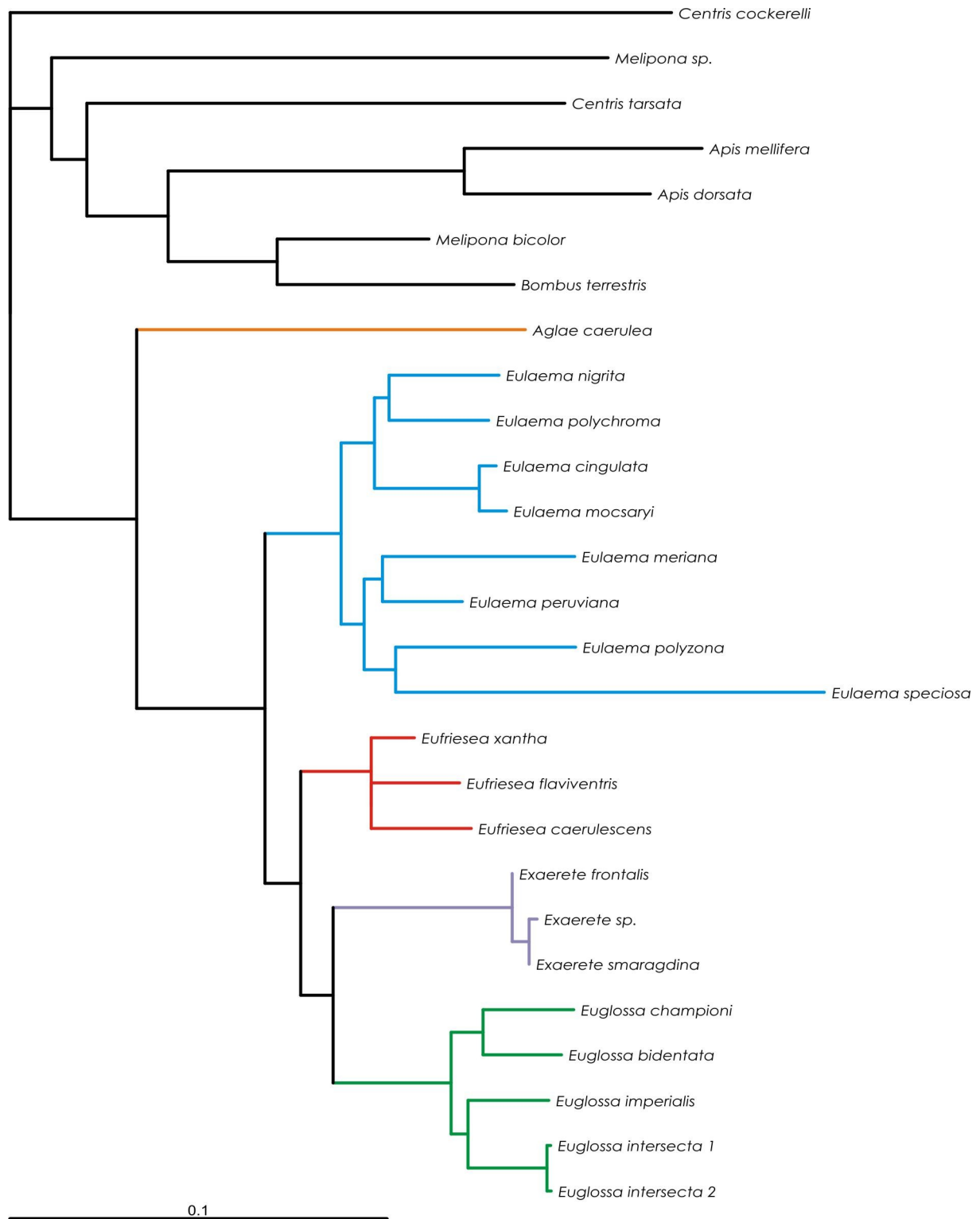
Anexo 44. Filogenia construída a partir da análise combinada das partições 16S+LwRh (29 terminais, 1072 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.



Anexo 45. Filogenia construída a partir da análise combinada das partições COI+CytB (53 terminais, 1514 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.

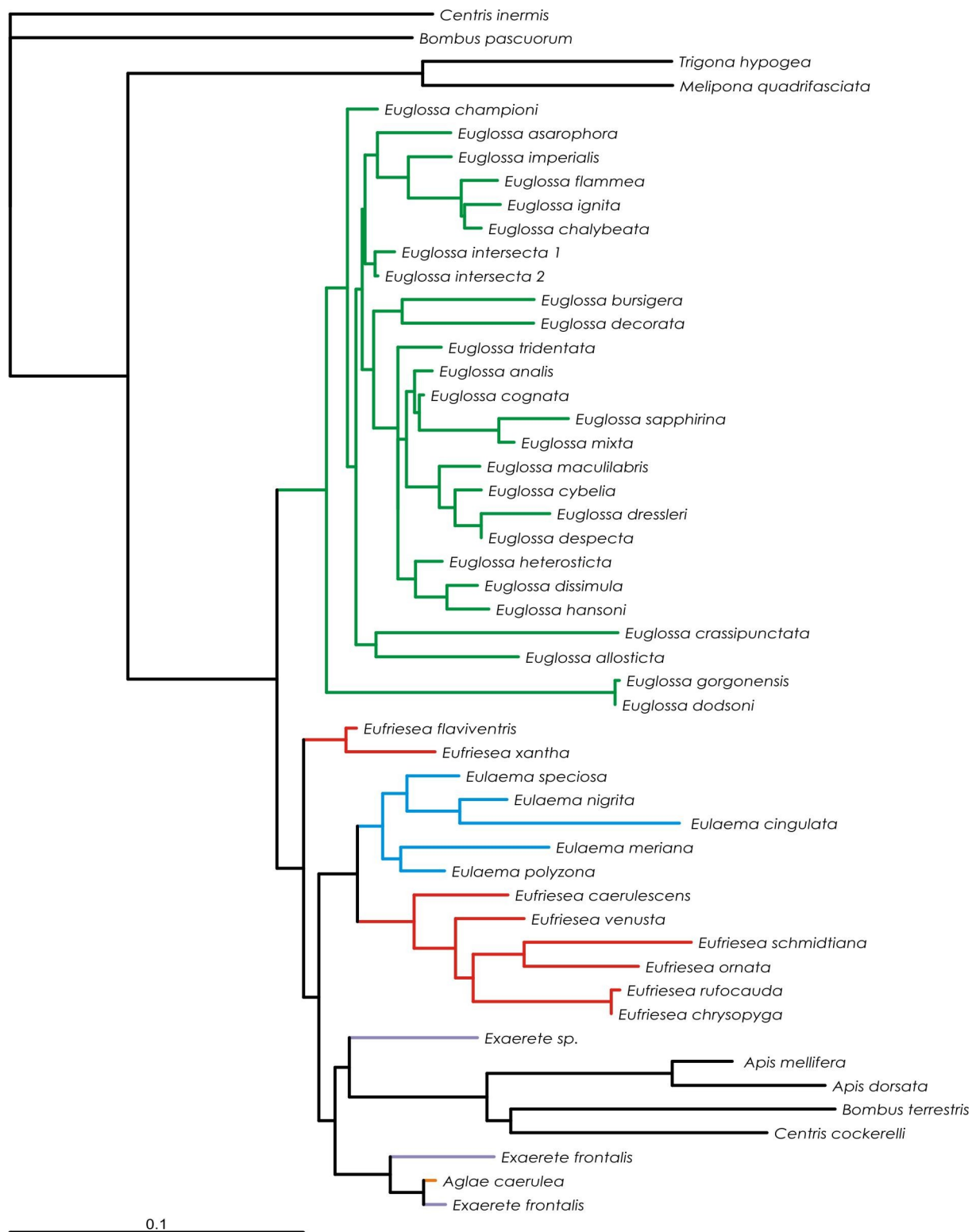


Anexo 46. Filogenia construída a partir da análise combinada das partições COI+Efla (23 terminais, 1514 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.

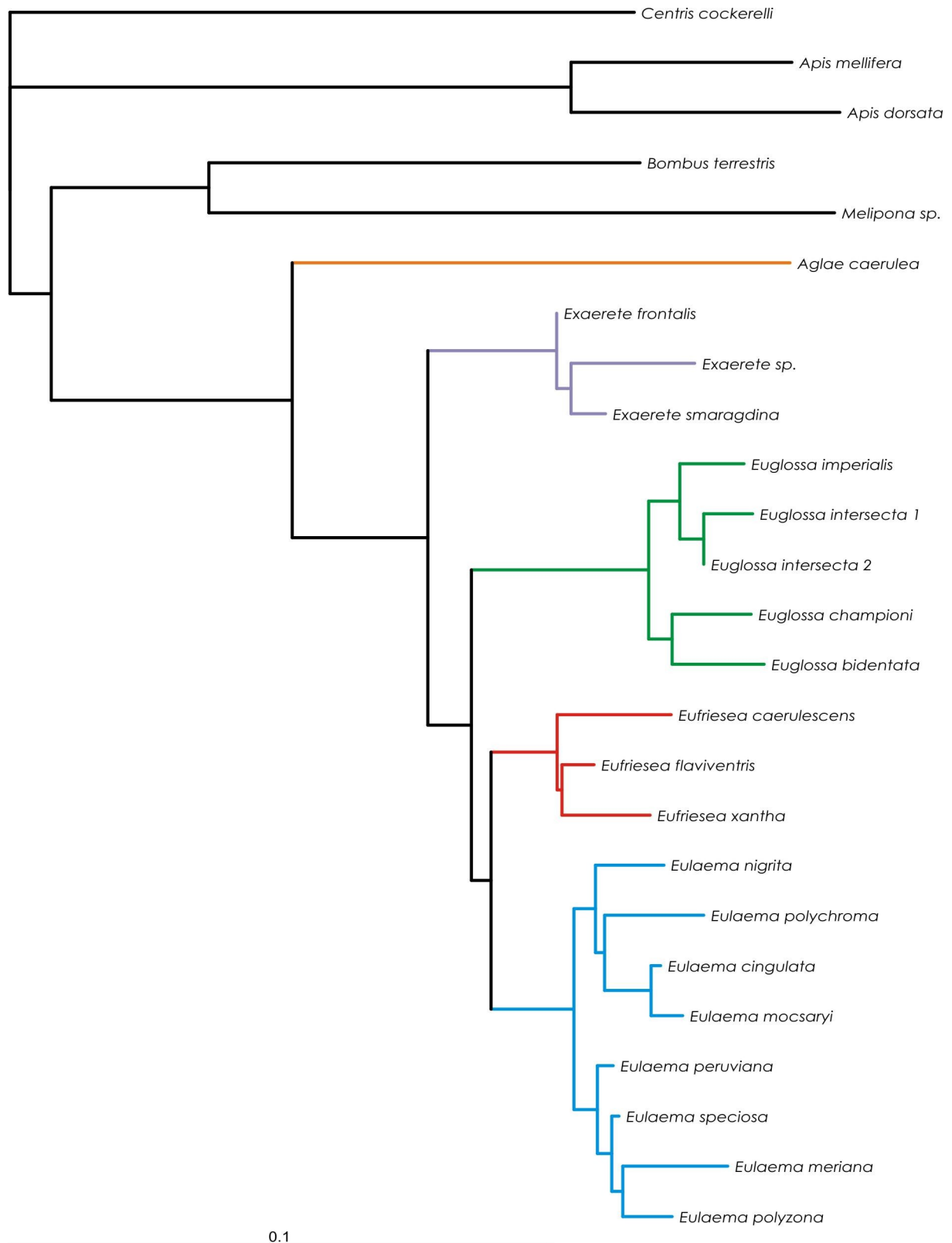


Anexo 47. Filogenia construída a partir da análise combinada das partições COI+LwRh (27 terminais, 1476 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.

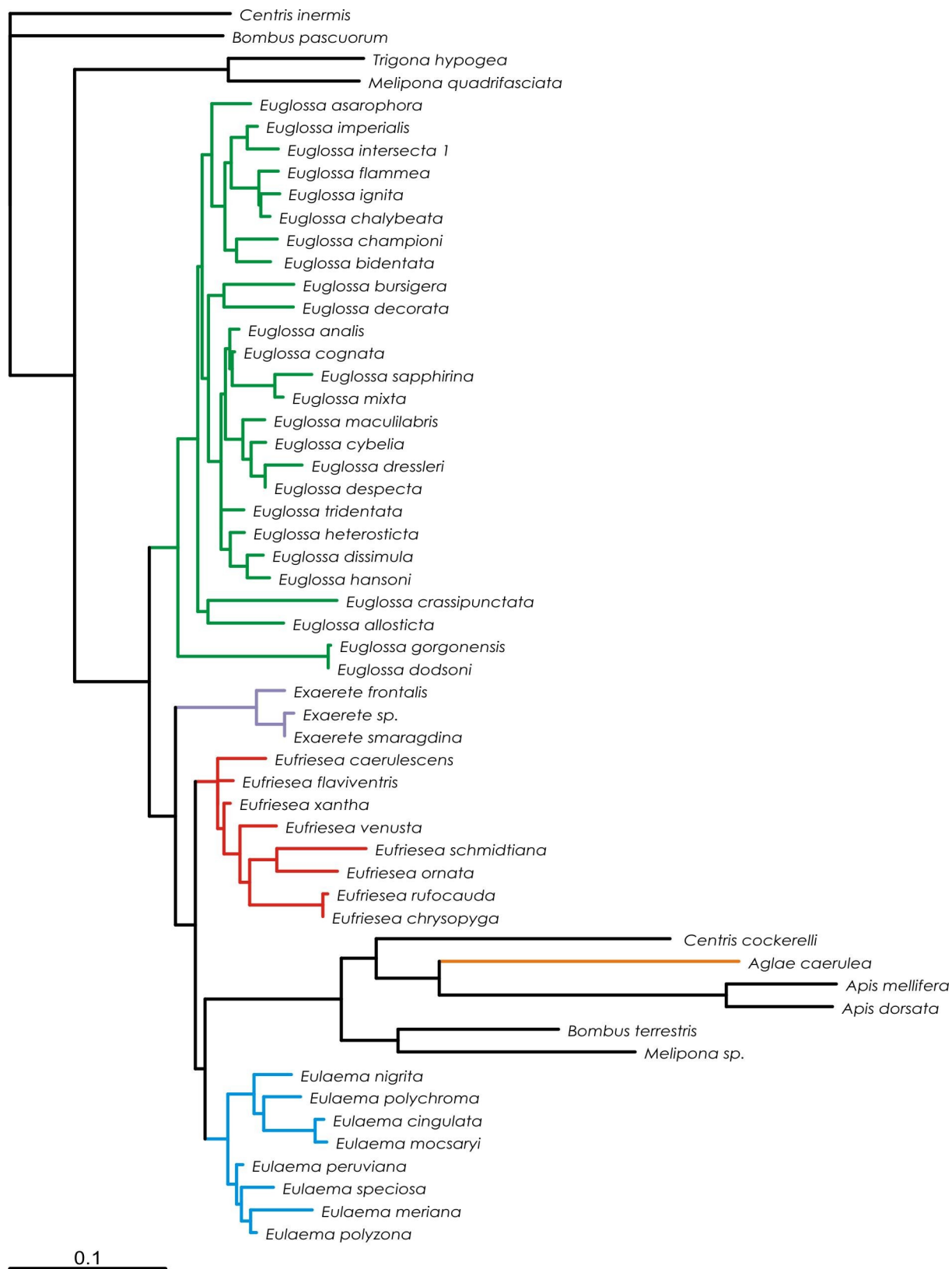




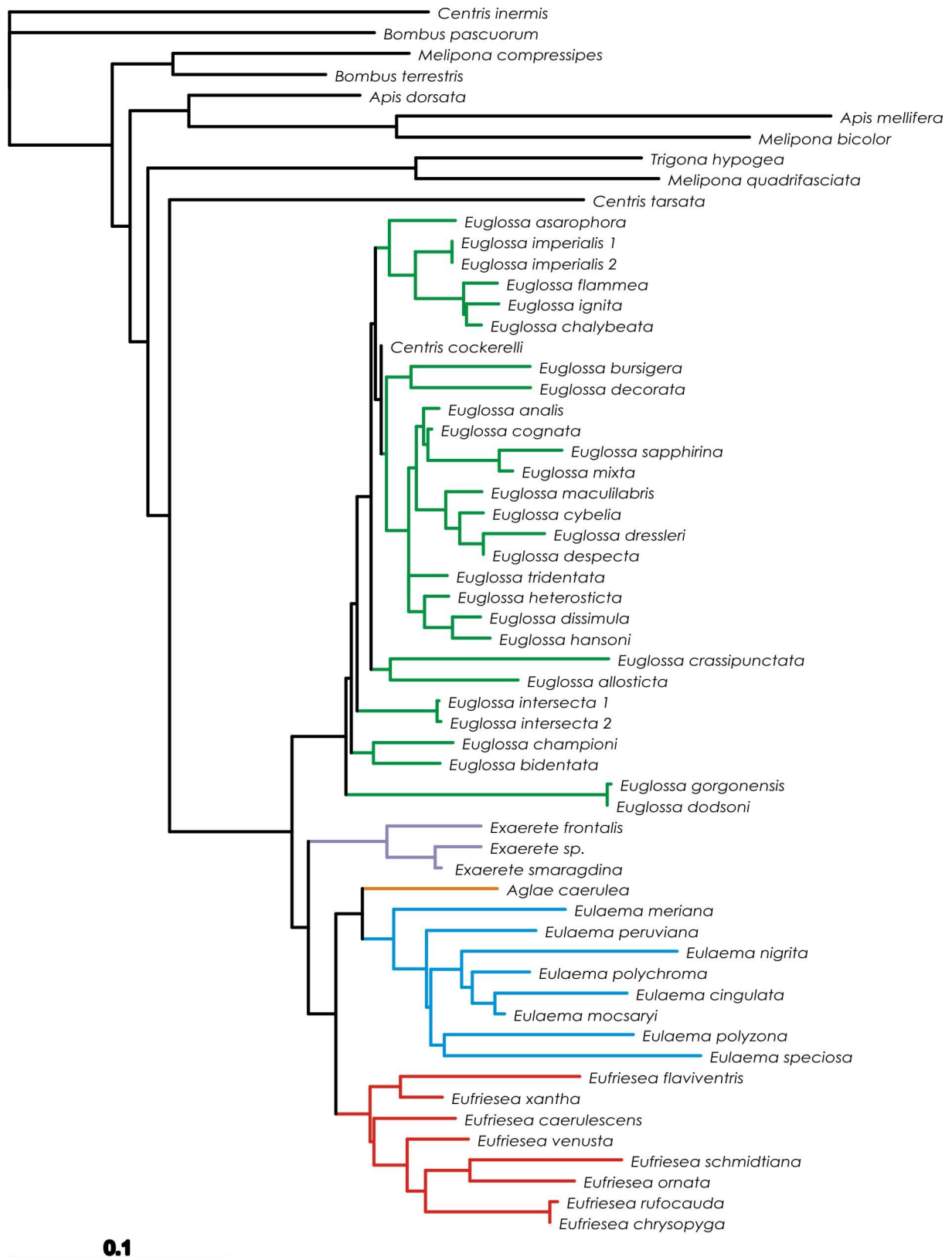
Anexo 48. Filogenia construída a partir da análise combinada das partições Ef1a+CytB (51 terminais, 1286 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.



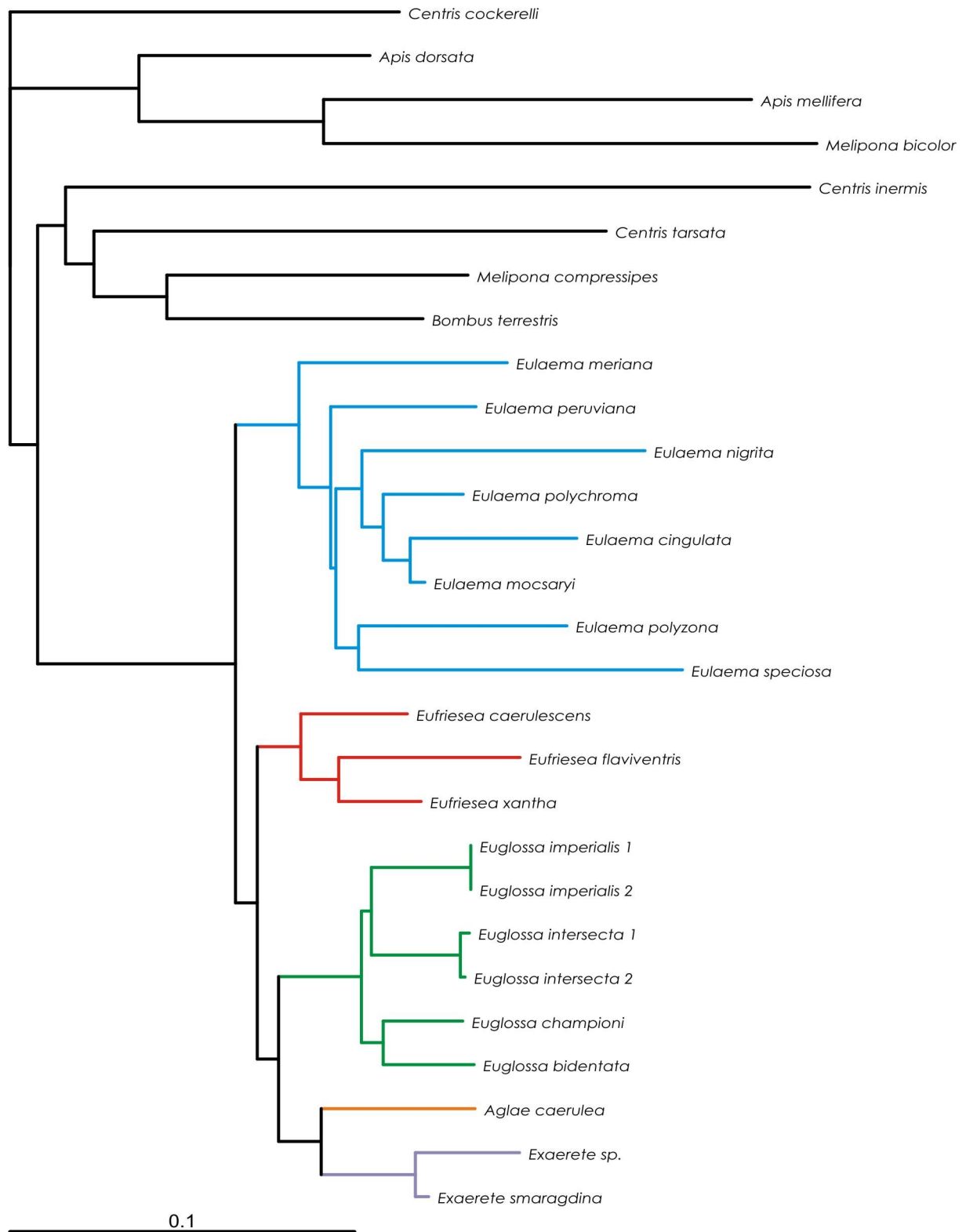
Anexo 49. Filogenia construída a partir da análise combinada das partições Ef1a+LwRh (25 terminais, 1248 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.



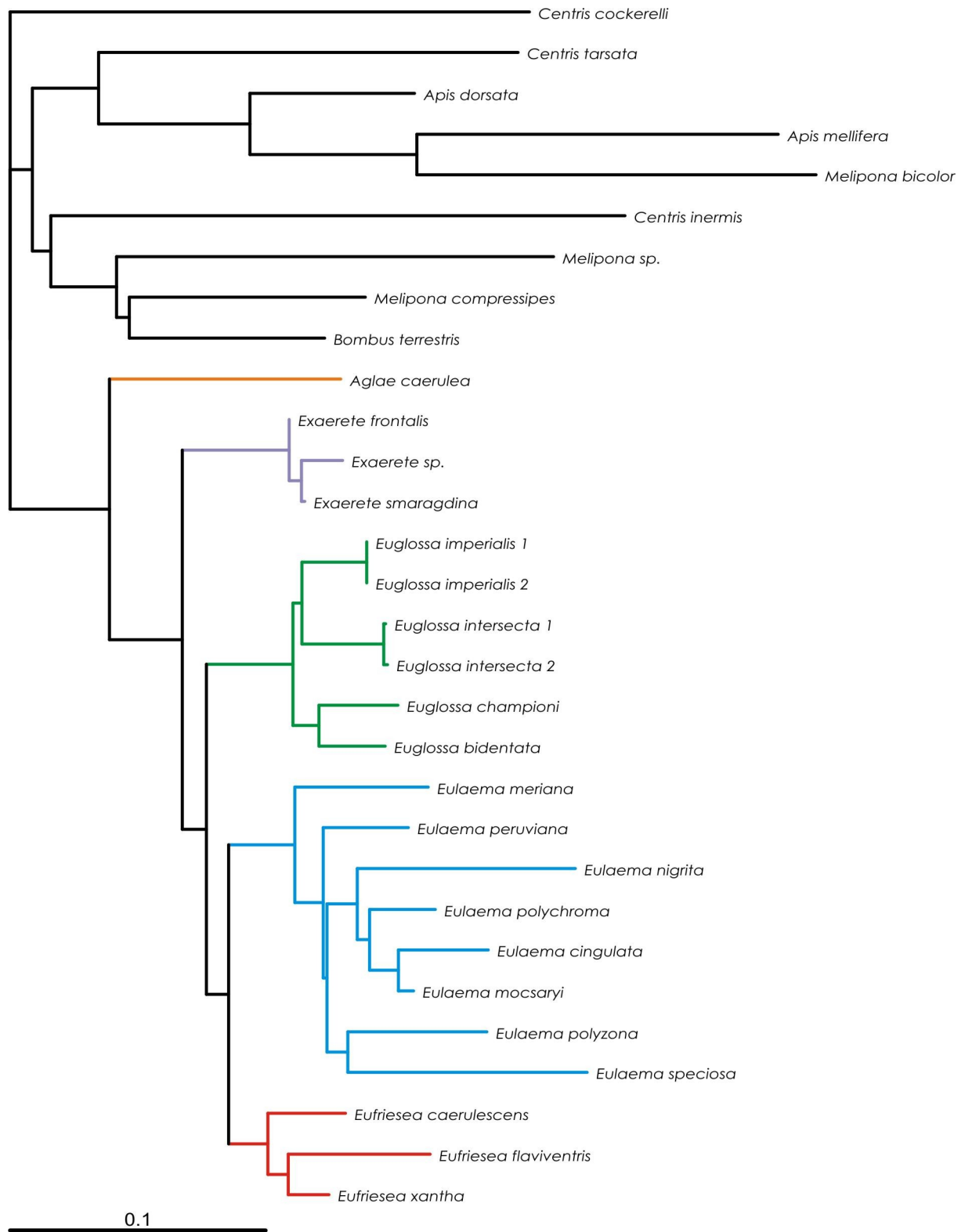
Anexo 50. Filogenia construída a partir da análise combinada das partições LwRh+CytB (55 terminais, 1248 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.



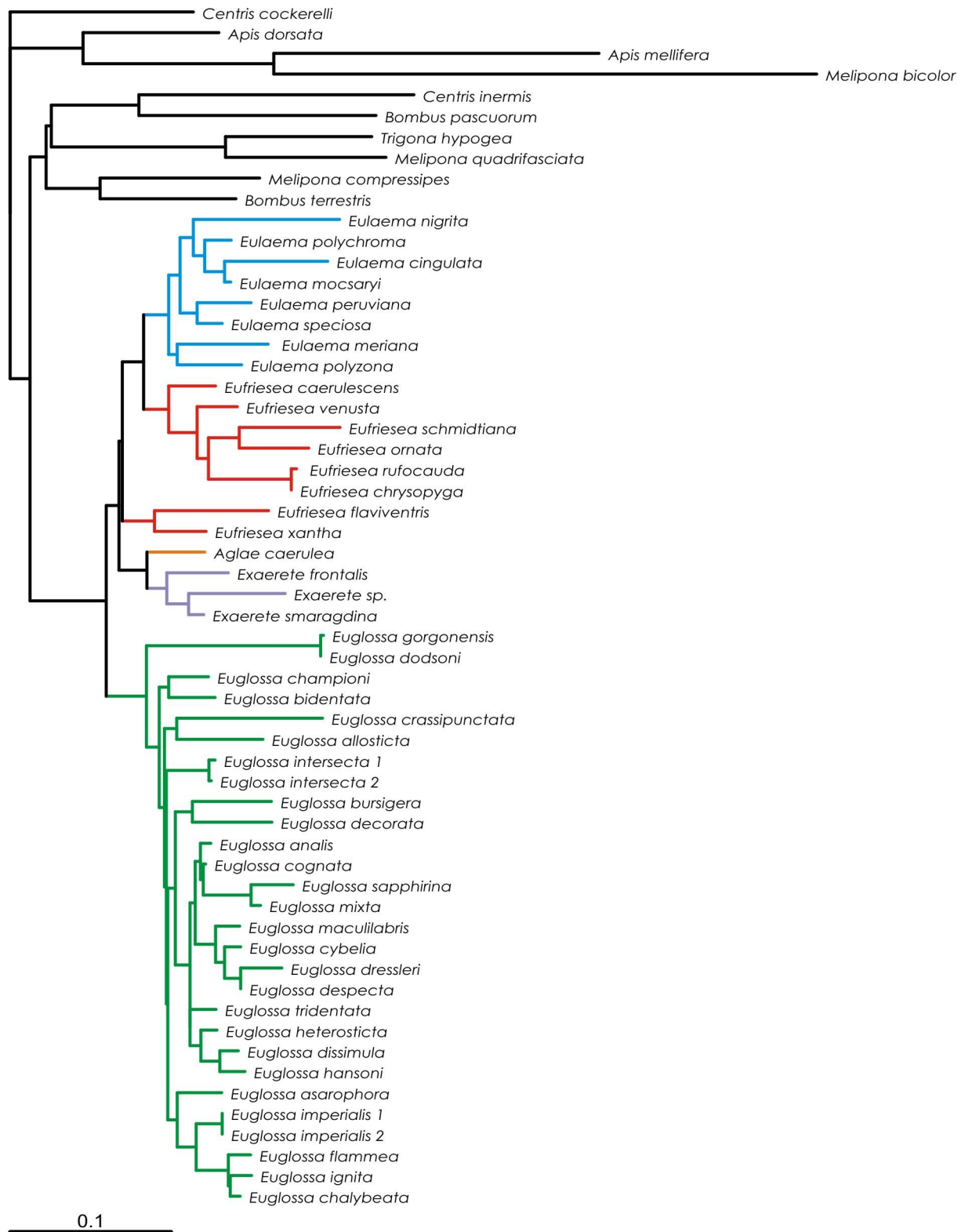
Anexo 51. Filogenia construída a partir da análise combinada das partições 16S+COI+CytB (59 terminais, 1981 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.



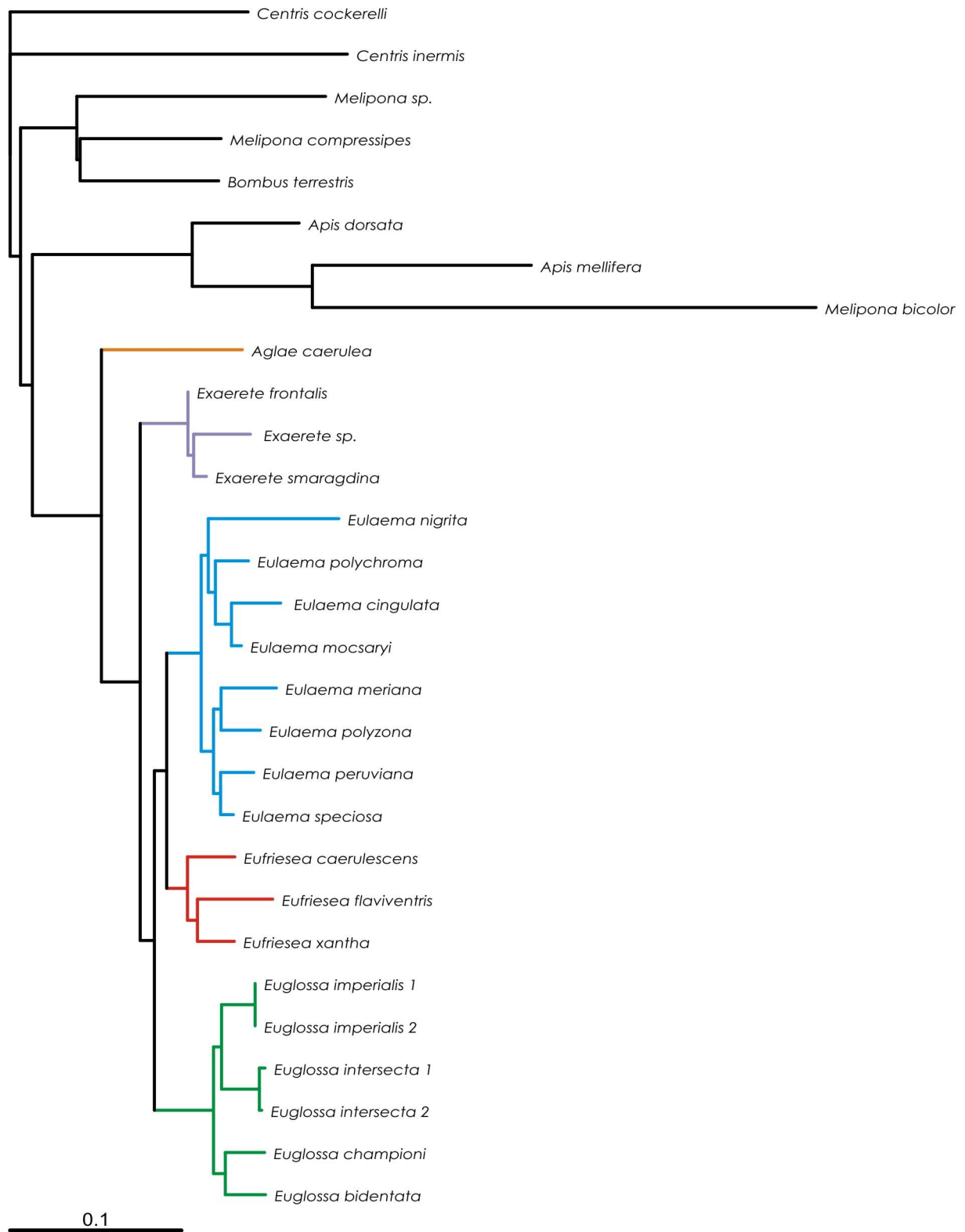
Anexo 52. Filogenia construída a partir da análise combinada das partições 16S+COI+Efla (28 terminais, 1981 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.



Anexo 53. Filogenia construída a partir da análise combinada das partições 16S+COI+LwRh (30 terminais, 1943 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.

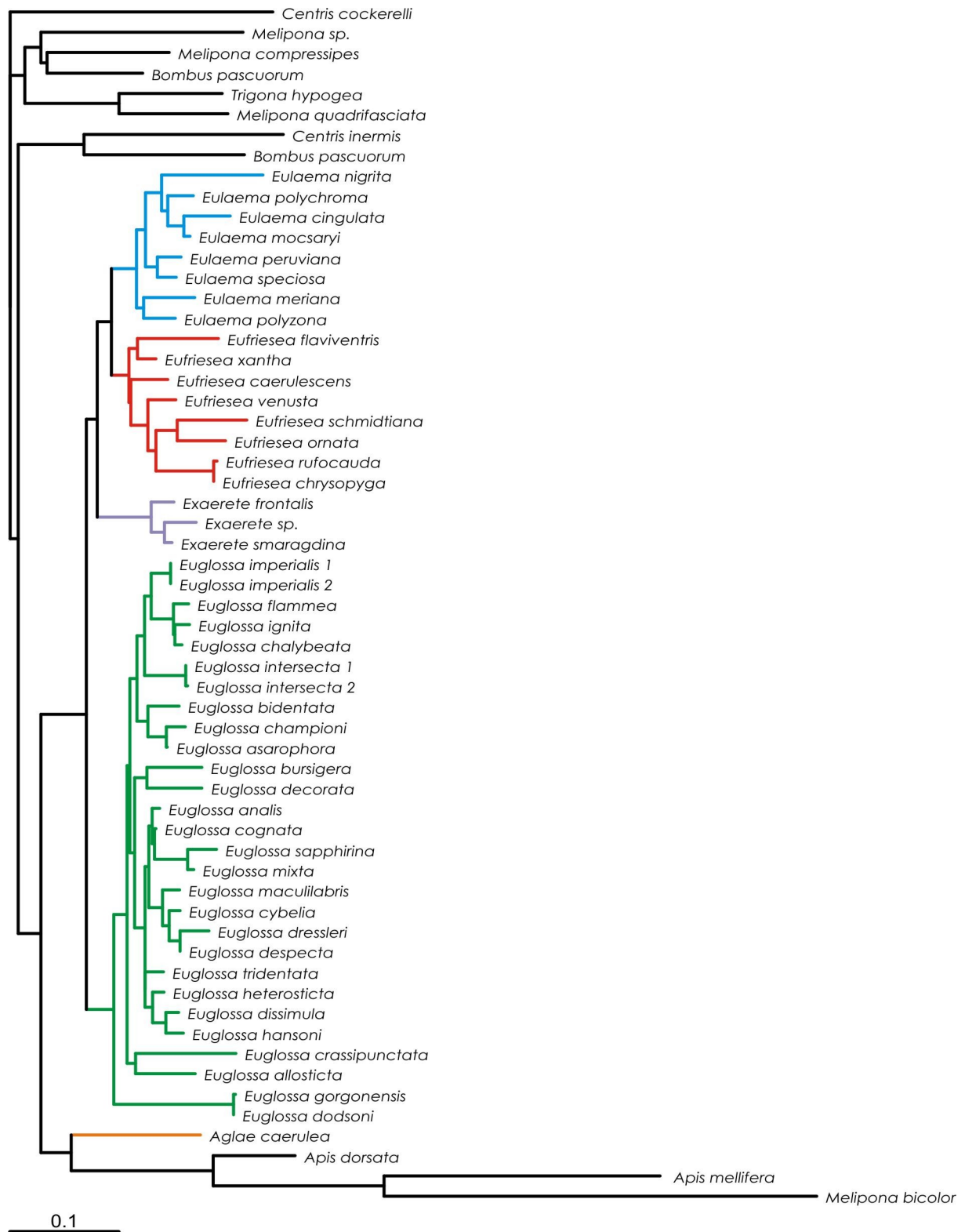


Anexo 54. Filogenia construída a partir da análise combinada das partições 16S+Ef1a+CytB (58 terminais, 1753 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.

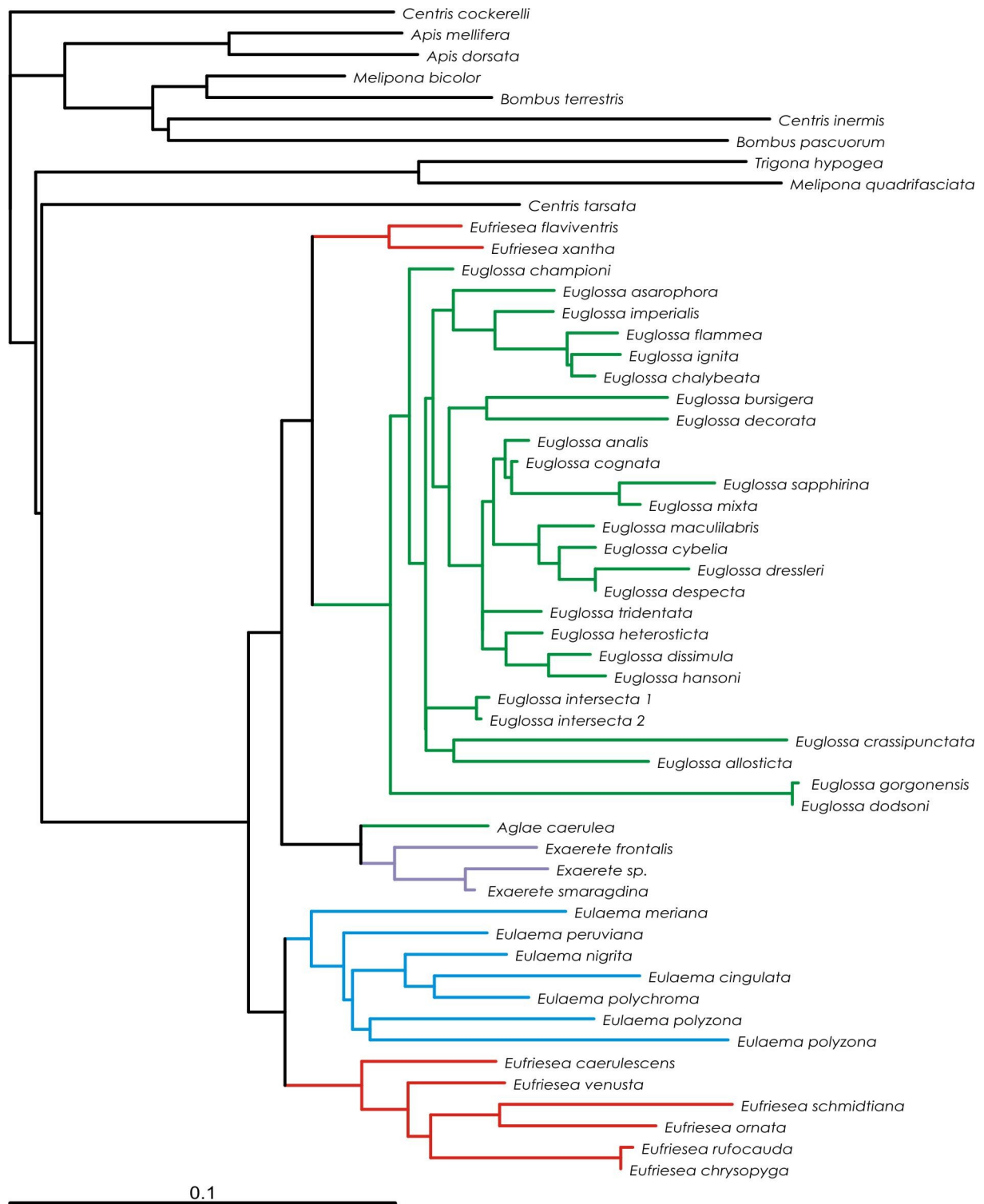


Anexo 55. Filogenia construída a partir da análise combinada das partições 16S+Efla+LwRh (29 terminais, 1715 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.

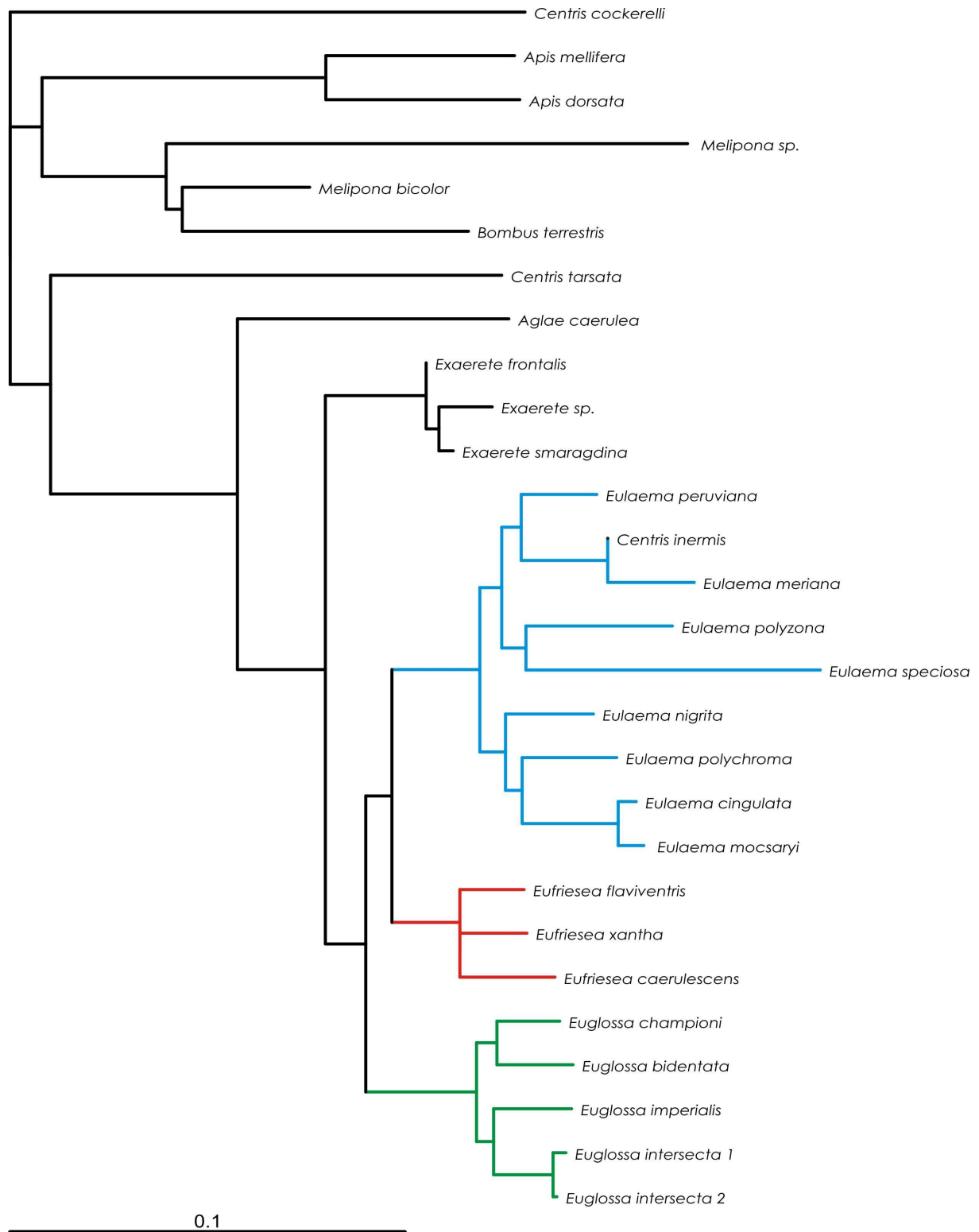




Anexo 56. Filogenia construída a partir da análise combinada das partições 16S+LwRh+CytB (59 terminais, 1715 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.



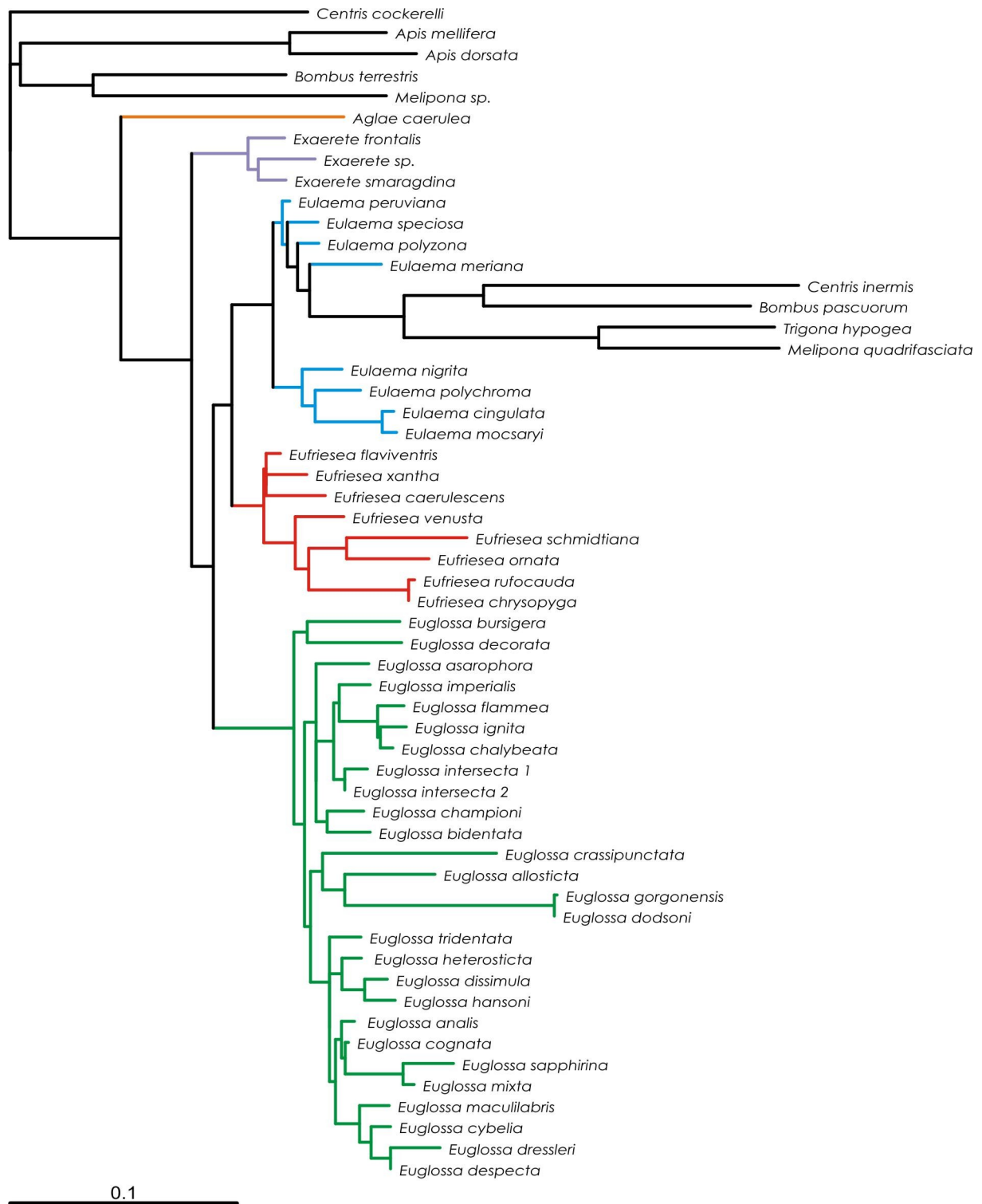
Anexo 57. Filogenia construída a partir da análise combinada das partições COI+Ef1a+CytB (55 terminais, 2157 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.



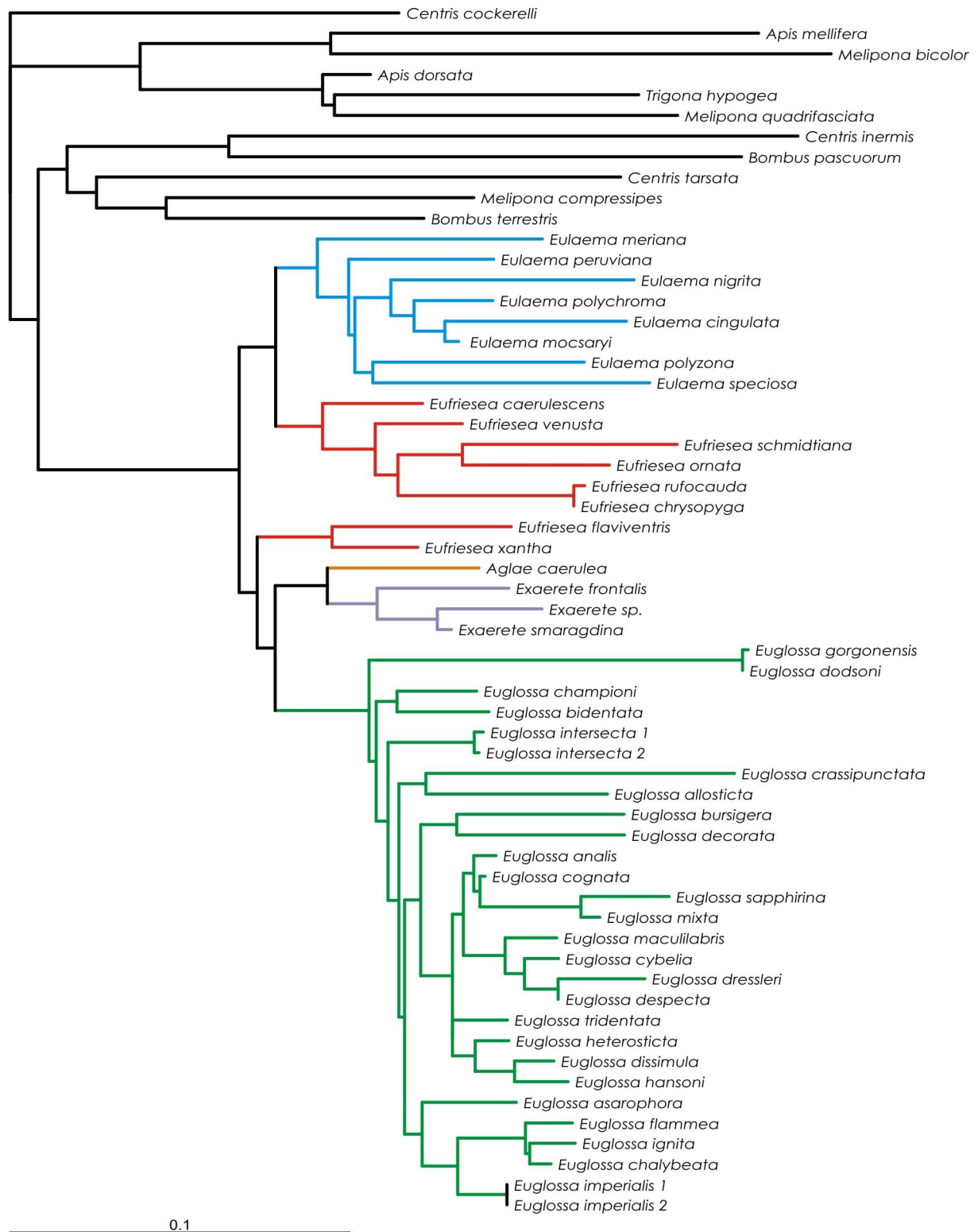
Anexo 58. Filogenia construída a partir da análise combinada das partições COI+Efla+LwRh (28 terminais, 2119 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.



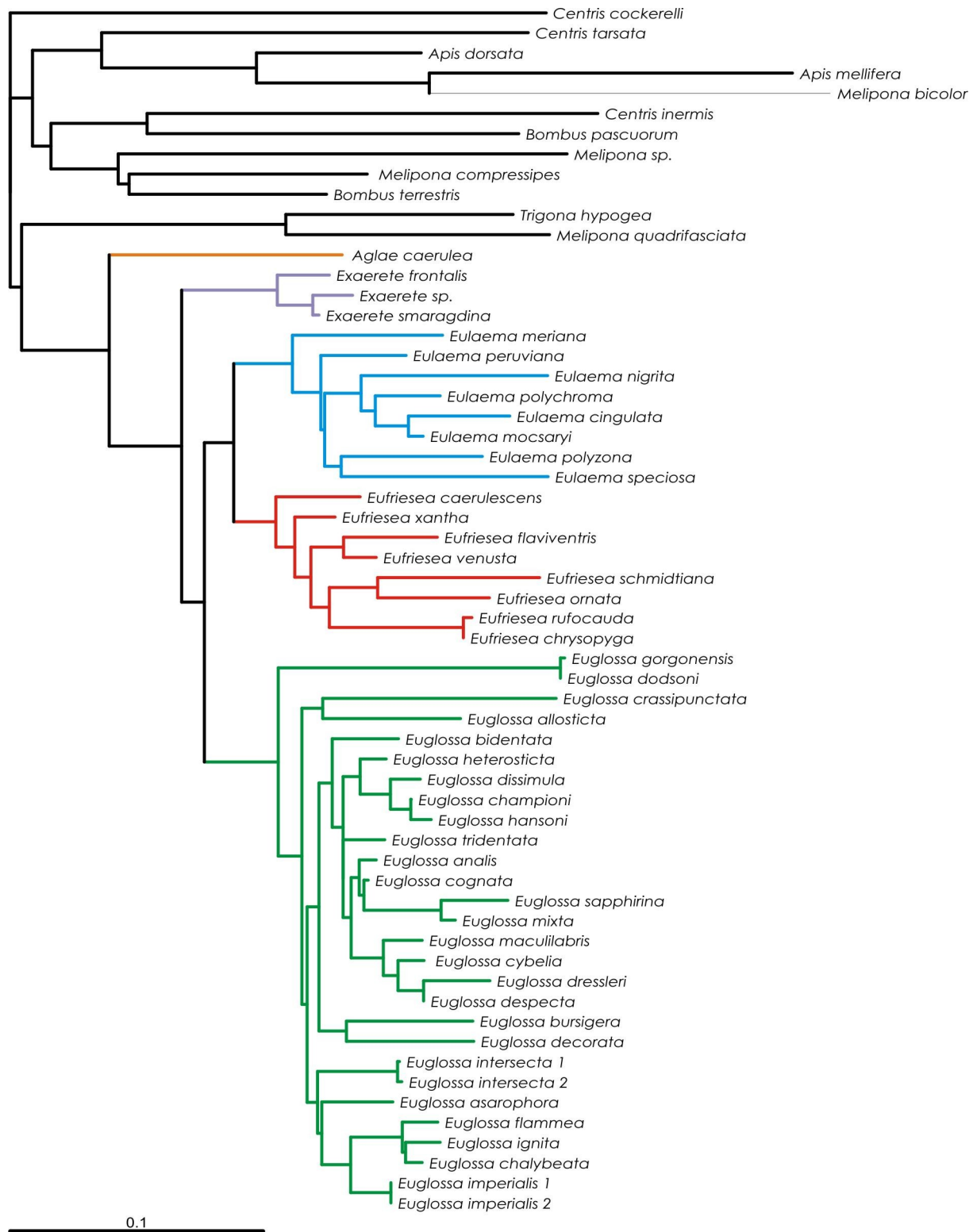
Anexo 59. Filogenia construída a partir da análise combinada das partições COI+LwRh+CytB (58 terminais, 2119 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.



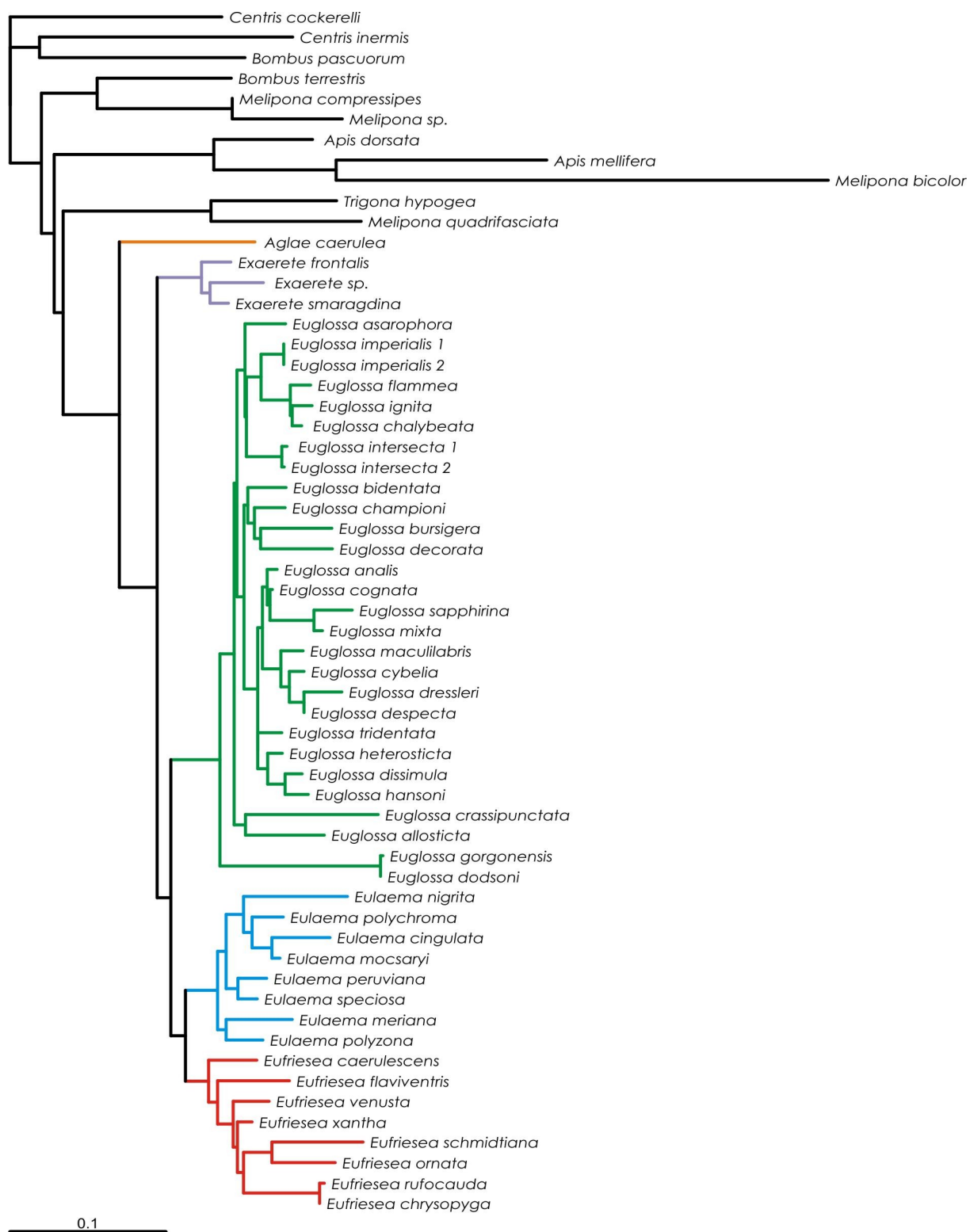
Anexo 60. Filogenia construída a partir da análise combinada das partições Efla+LwRh+CytB (56 terminais, 1891 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.



Anexo 61. Filogenia construída a partir da análise combinada das partições 16S+COI+CytB+Efla (58 terminais, 2624 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.

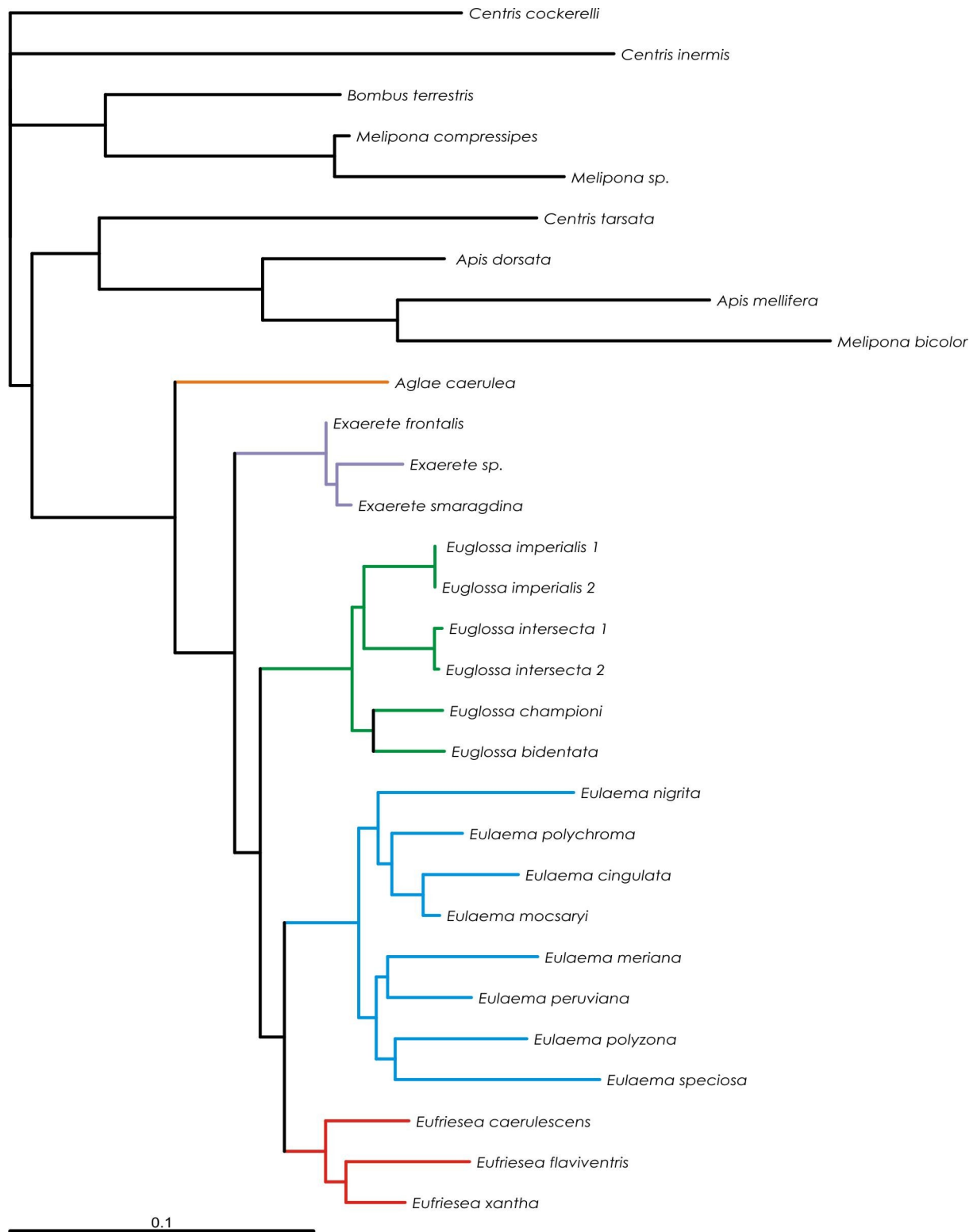


Anexo 62. Filogenia construída a partir da análise combinada das partições 16S+COI+CytB+LwRh (59 terminais, 2586 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.

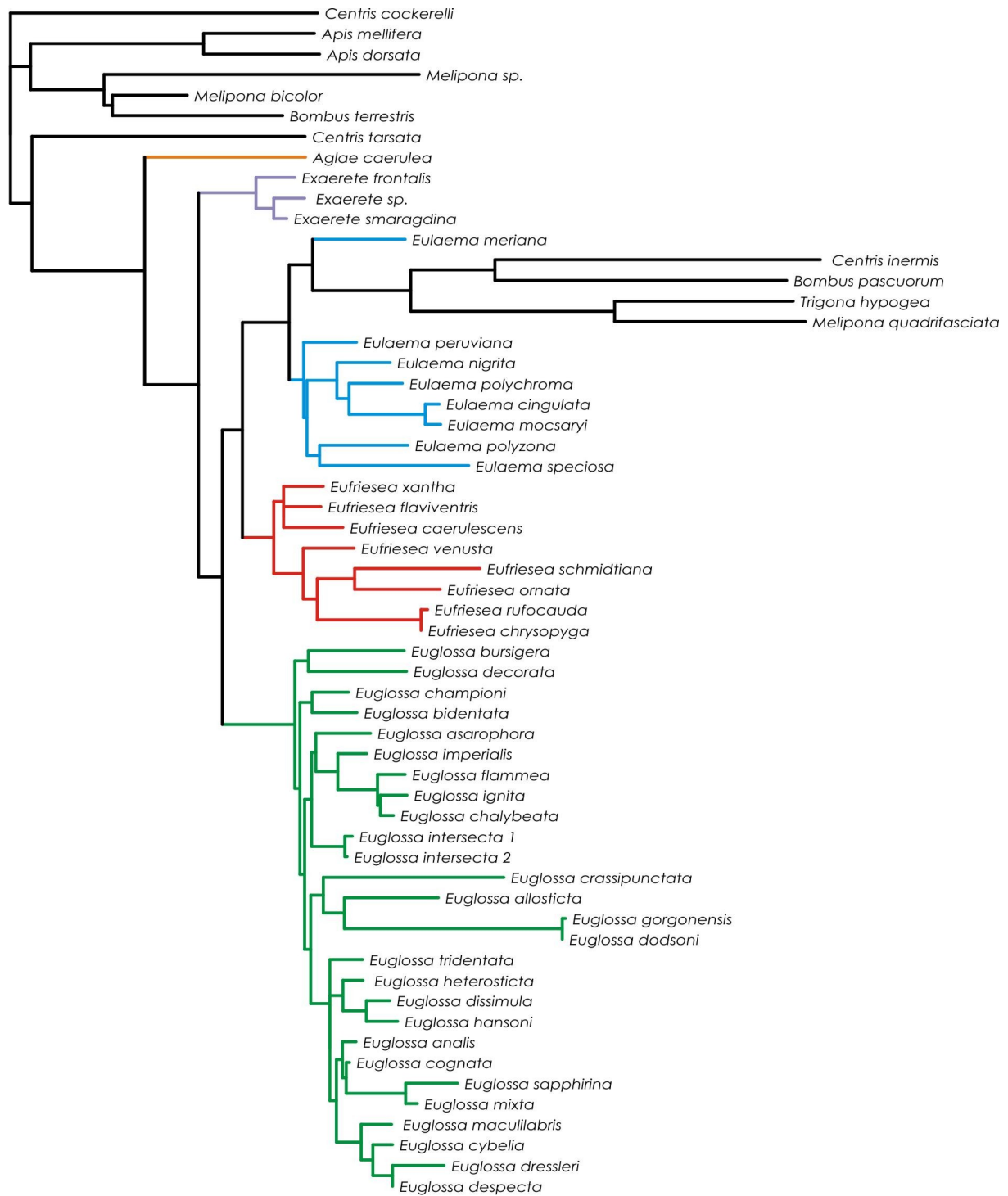


Anexo 63. Filogenia construída a partir da análise combinada das partições 16S+CytB+Efla+LwRh (58 terminais, 2358 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.

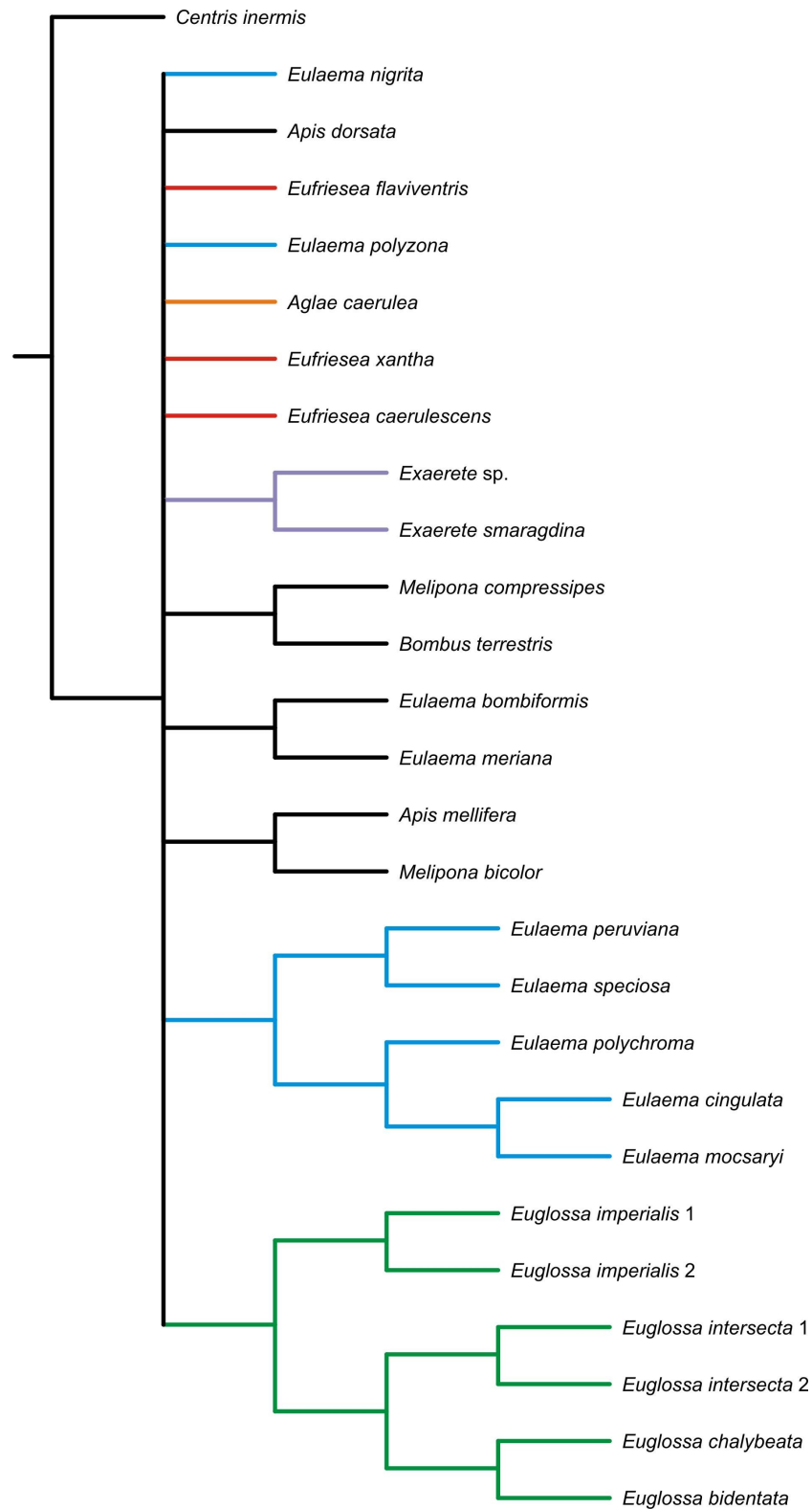




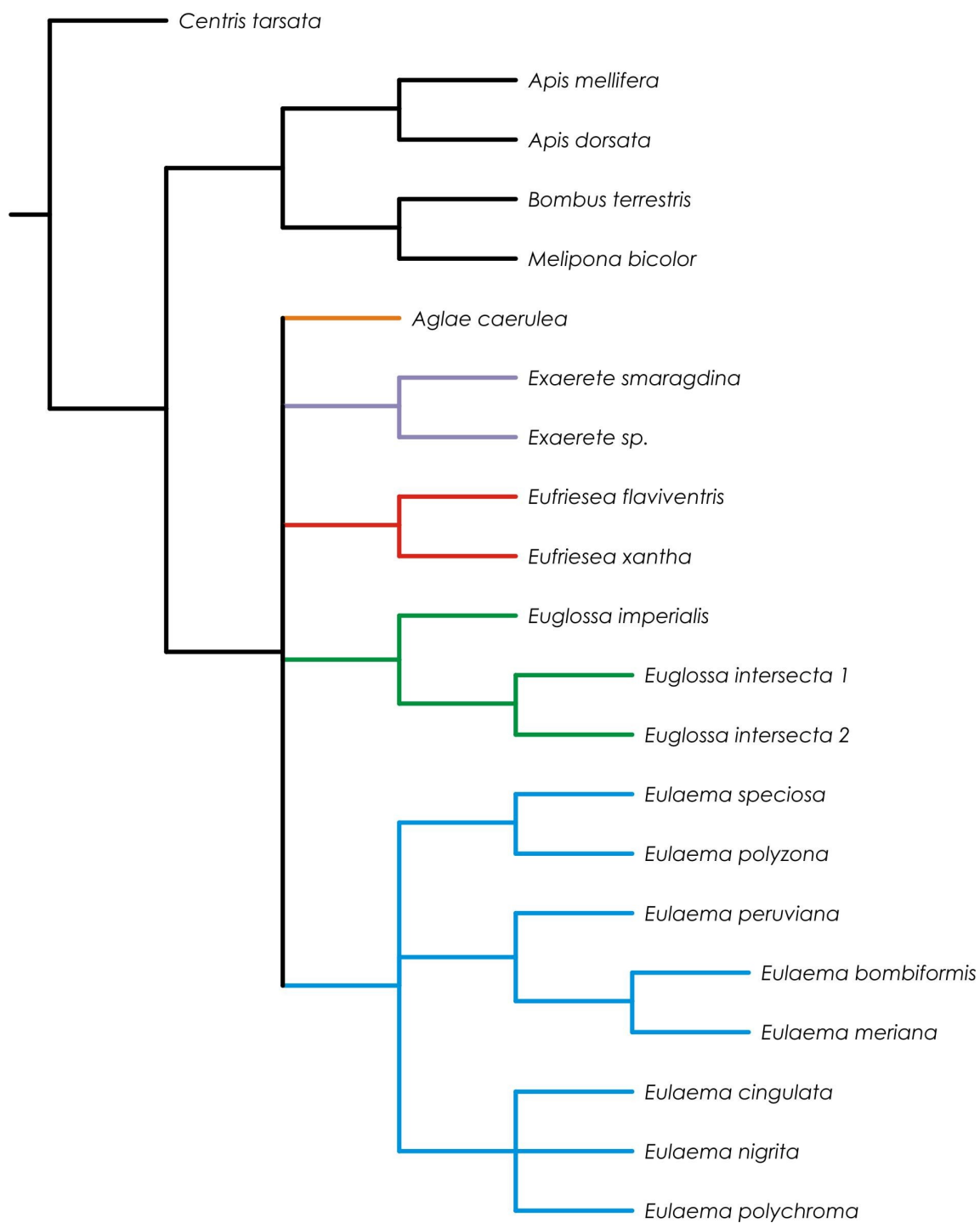
Anexo 64. Filogenia construída a partir da análise combinada das partições 16S+COI+Efla+LwRh (30 terminais, 2586 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.



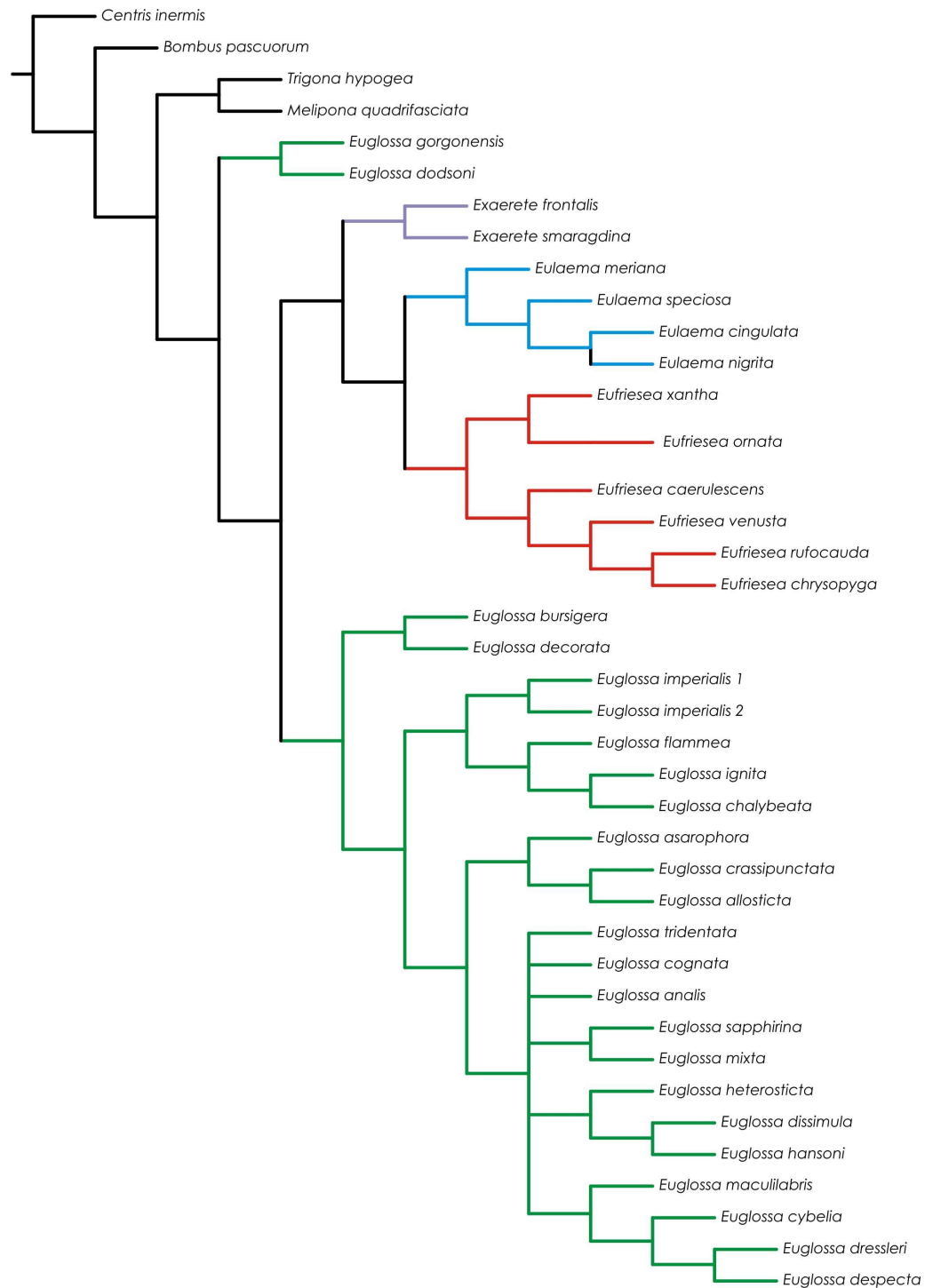
Anexo 65. Filogenia construída a partir da análise combinada das partições COI+CytB+Efla+LwRh (58 terminais, 2762 caracteres), inferida pelo método de máxima verossimilhança.



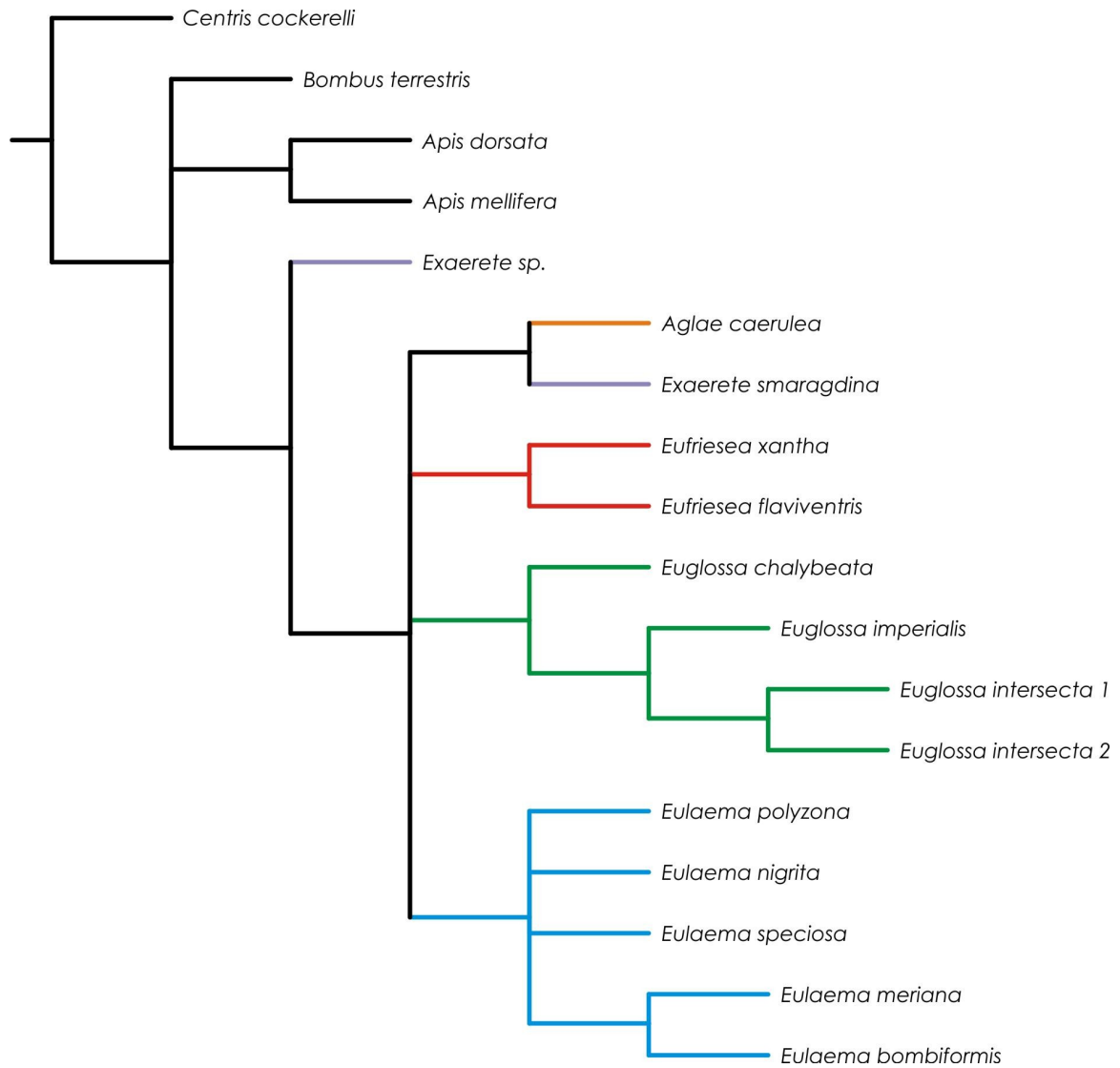
Anexo 66. Árvore de consenso estrito das seis árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 1013; CI: 0,55; RI: 0,46) encontradas a partir da análise de parcimônia da partição 16S (27 terminais; 467 caracteres; 225 caracteres informativos de parcimônia).



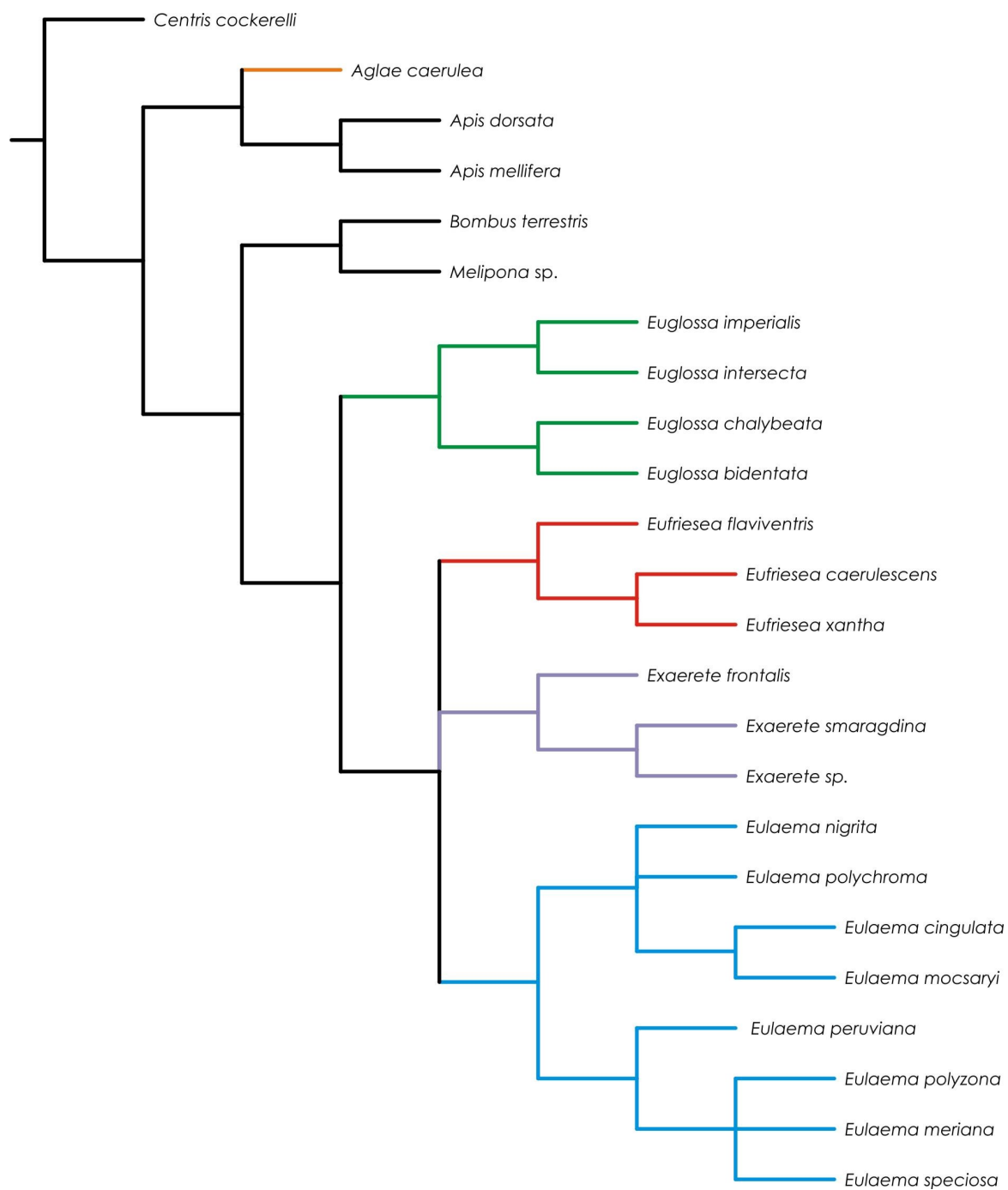
Anexo 67. Árvore de consenso estrito das oito árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 962; CI: 0,57; RI: 0,54) encontradas a partir da análise de parcimônia da partição COI (21 terminais; 871 caracteres; 229 caracteres informativos de parcimônia).



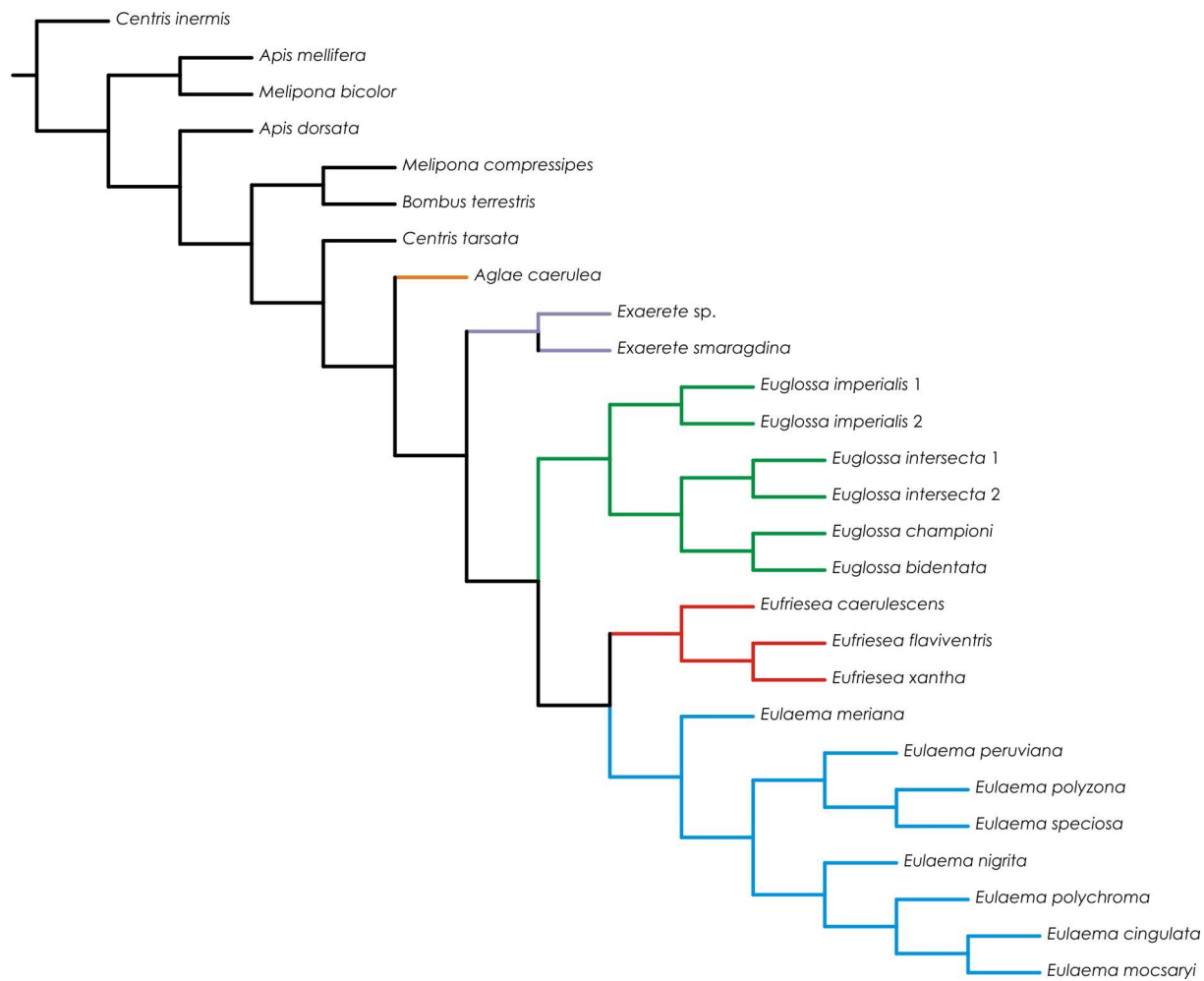
Anexo 68. Árvore de consenso estrito das cinco árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 1054; CI: 0,47; RI: 0,61) encontradas a partir da análise de parcimônia da partição CytB (41 terminais; 643 caracteres; 259 caracteres informativos de parcimônia).



Anexo 69. Árvore de consenso estrito das 17 árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 313; CI: 0,75; RI: 0,70) encontradas a partir da análise de parcimônia da partição Efla (18 terminais; 643 caracteres; 90 caracteres informativos de parcimônia).

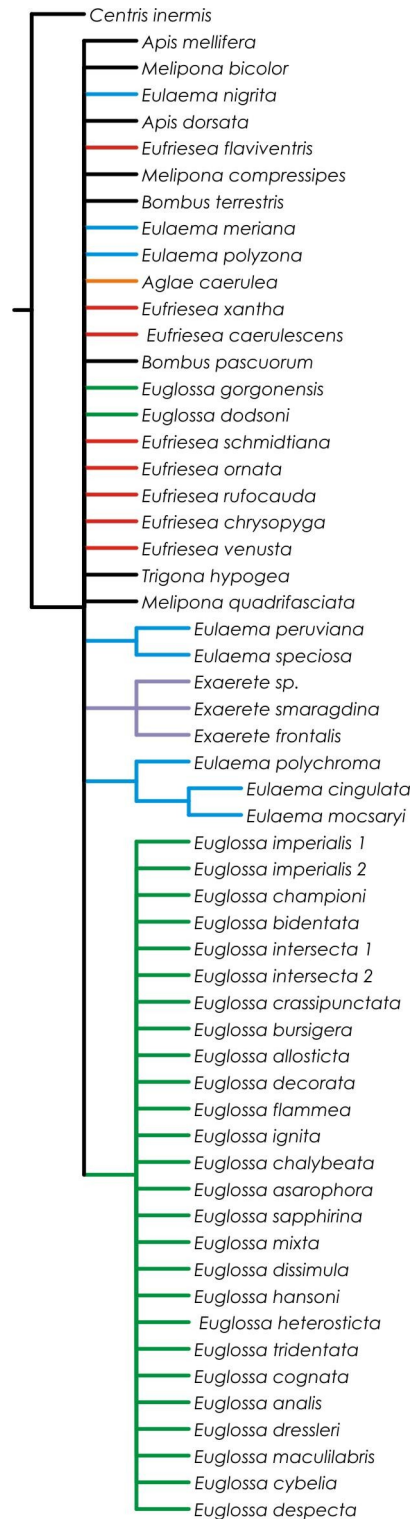


Anexo 70. Árvore de consenso estrito das oito árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 608; CI: 0,64; RI: 0,68) encontradas a partir da análise de parcimônia da partição LwRh (24 terminais; 605 caracteres; 199 caracteres informativos de parcimônia).

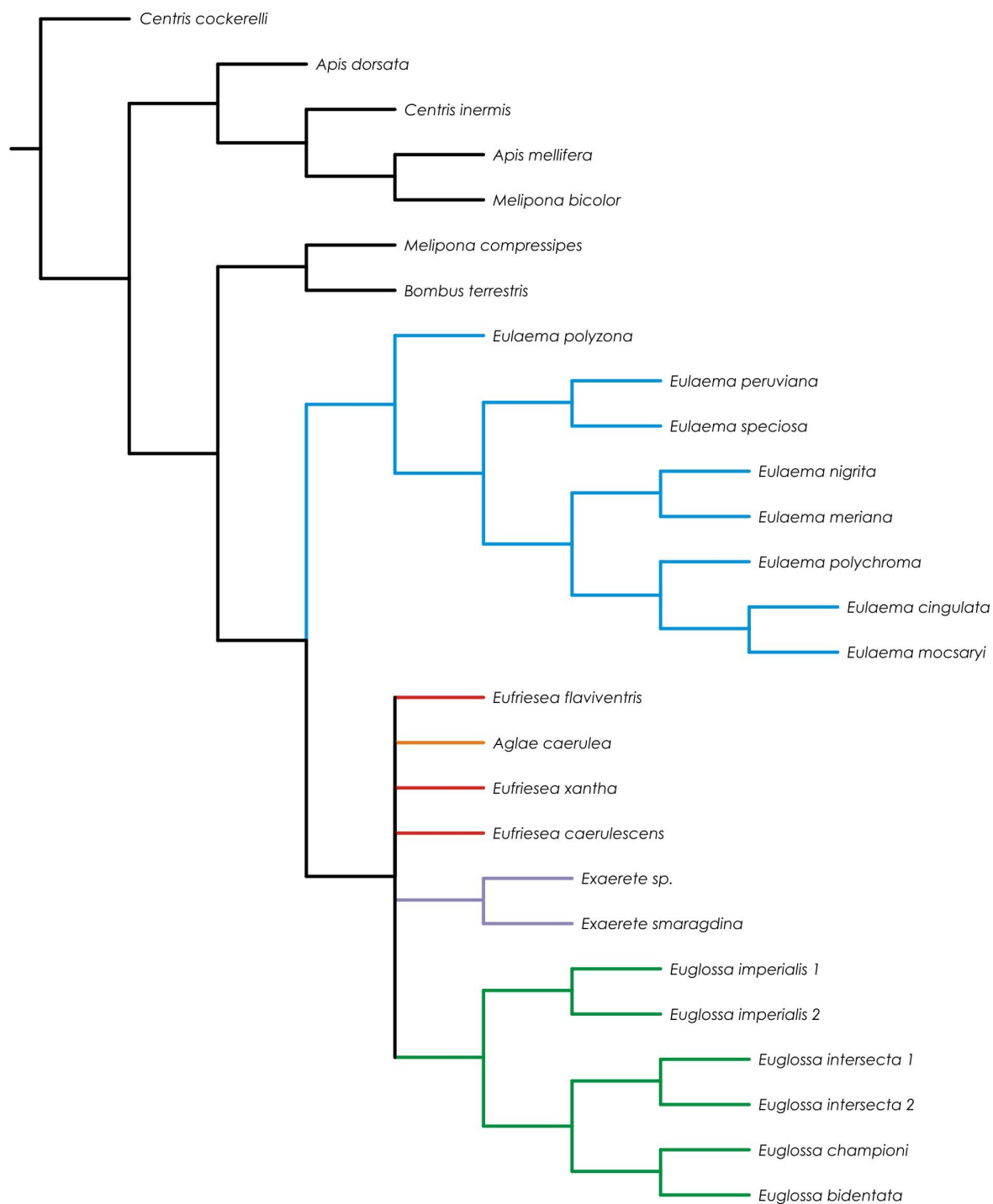


Anexo 71. Árvore mais parcimoniosa (comprimento: 1933; CI: 0,56; RI: 0,59) encontrada a partir da análise de parcimônia da combinação 16S+COI (27 terminais; 1338 caracteres; 454 caracteres informativos de parcimônia).

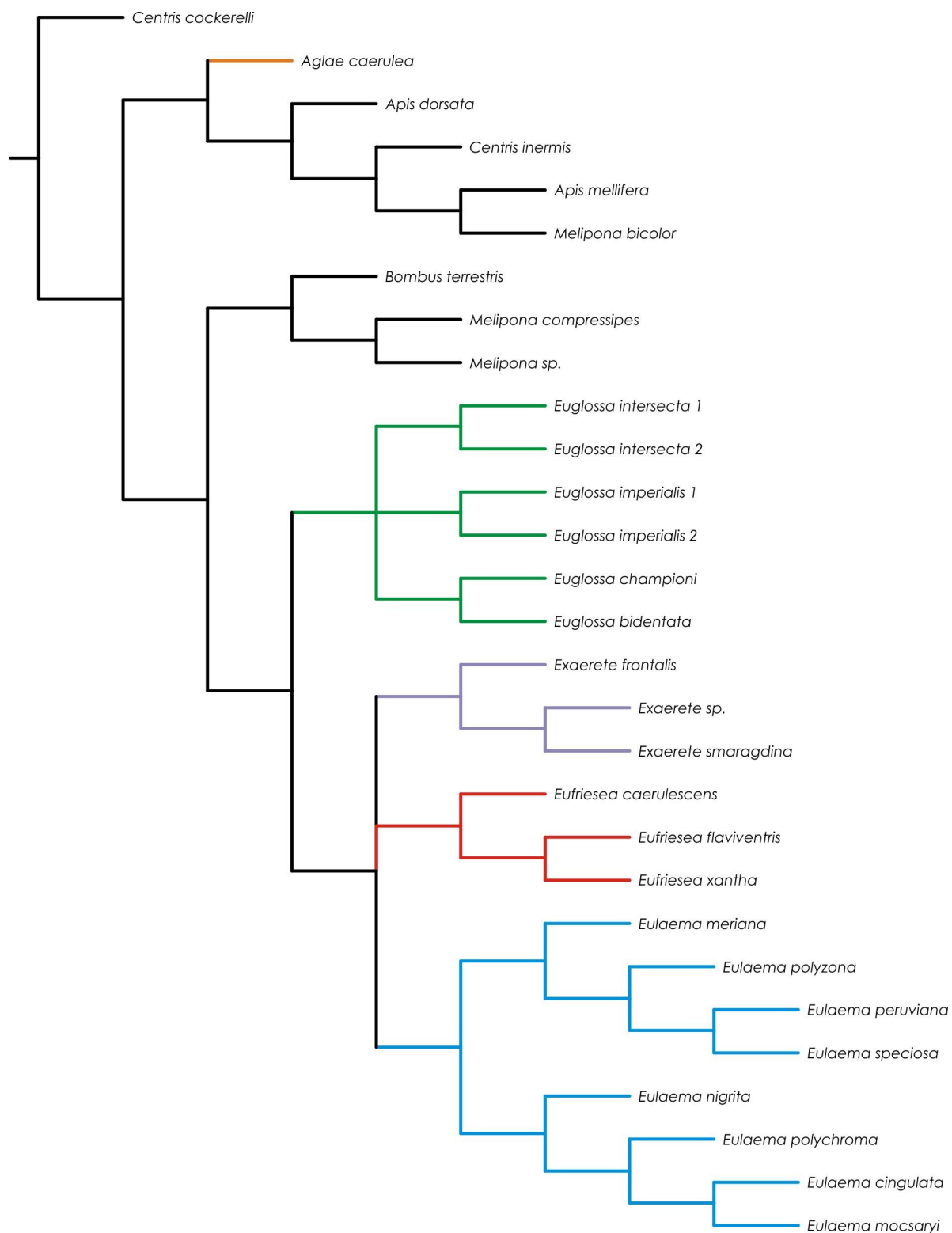




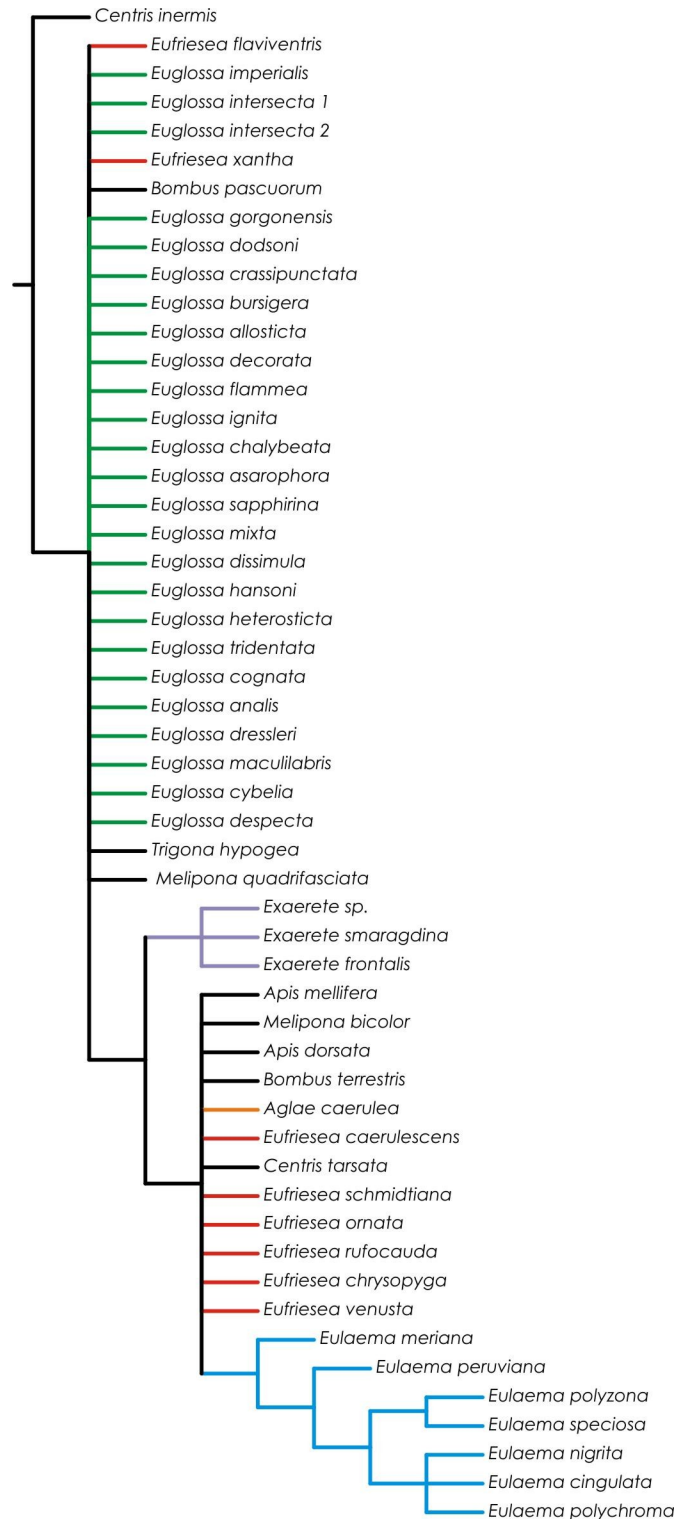
Anexo 72. Árvore de consenso estrito das 5000 árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 2047; CI: 0,50; RI: 0,54) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação 16S+CytB (57 terminais; 1110 caracteres; 484 caracteres informativos de parcimônia).



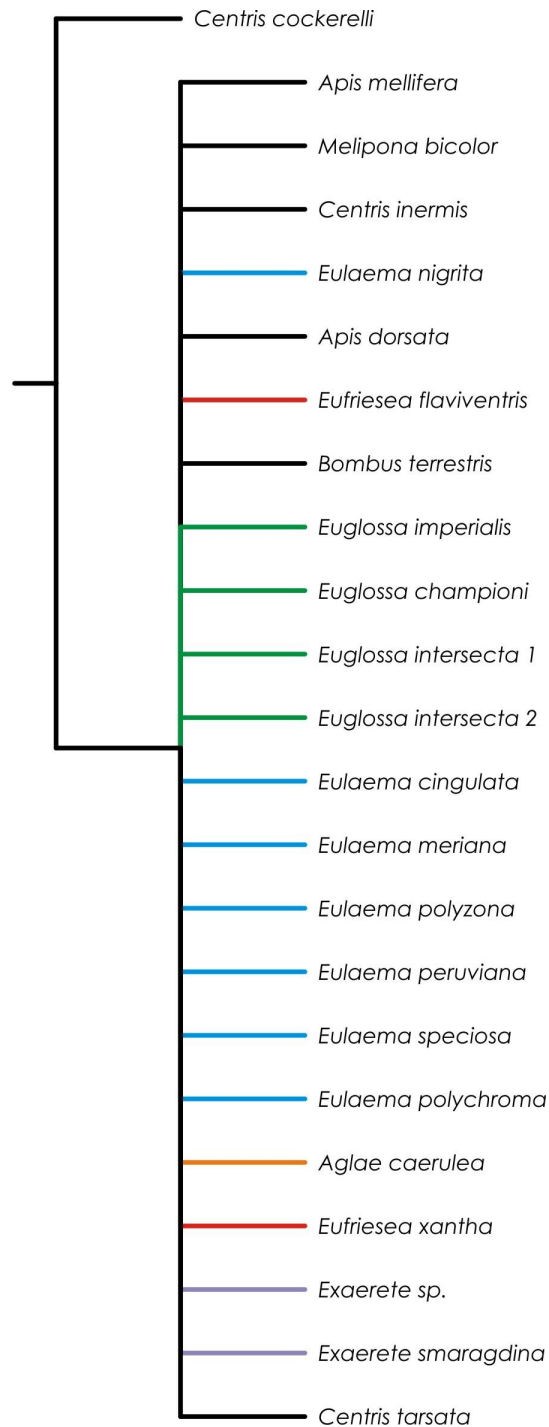
Anexo 73. Árvore de consenso estrito das oito árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 1322; CI: 0,60; RI: 0,50) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação 16S+Efla (27 terminais; 1110 caracteres; 315 caracteres informativos de parcimônia).



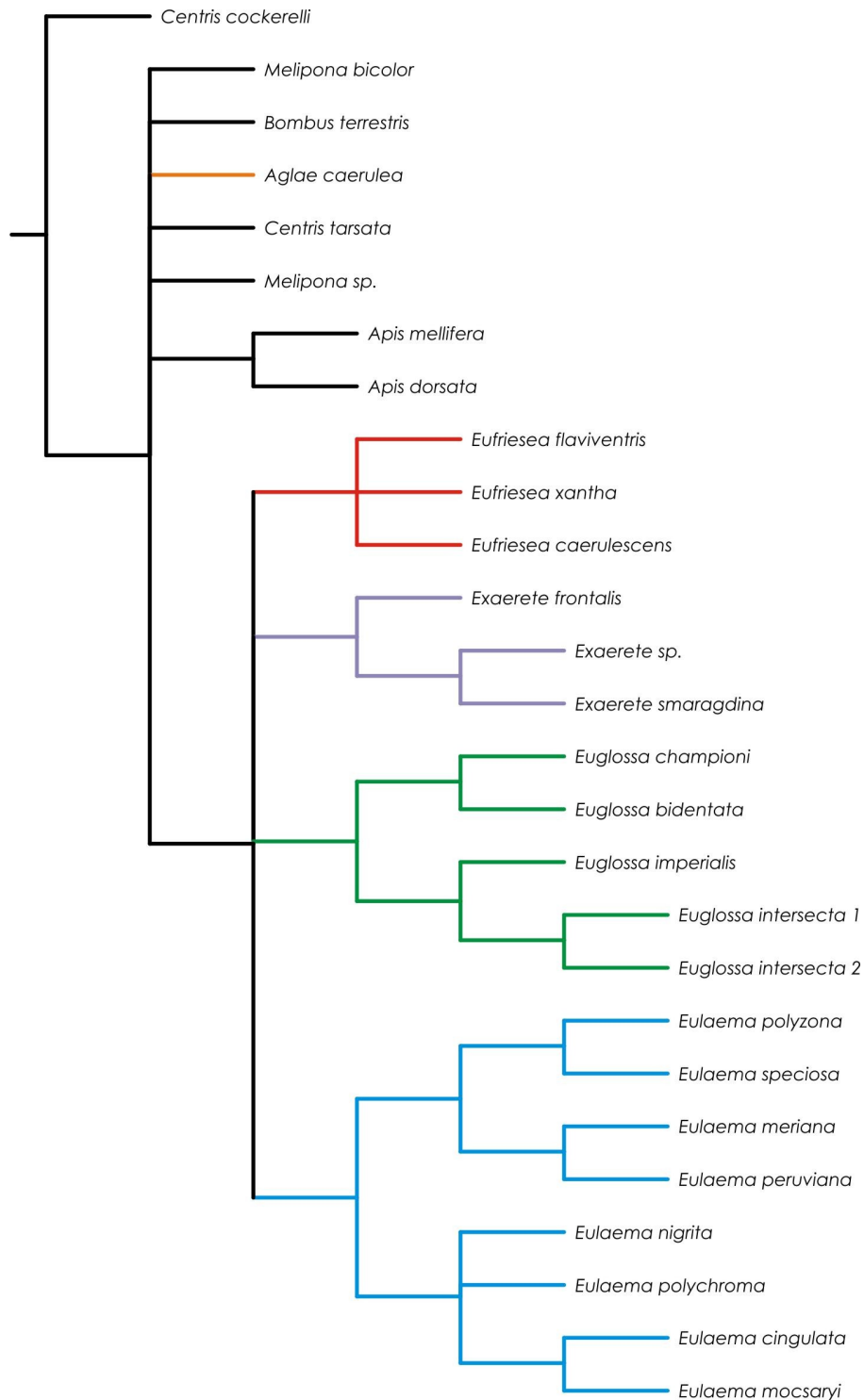
Anexo 74. Árvore de consenso estrito das quatro árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 1619; CI: 0,59; RI: 0,55) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação 16S+LwRh (29 terminais; 1072 caracteres; 424 caracteres informativos de parcimônia).



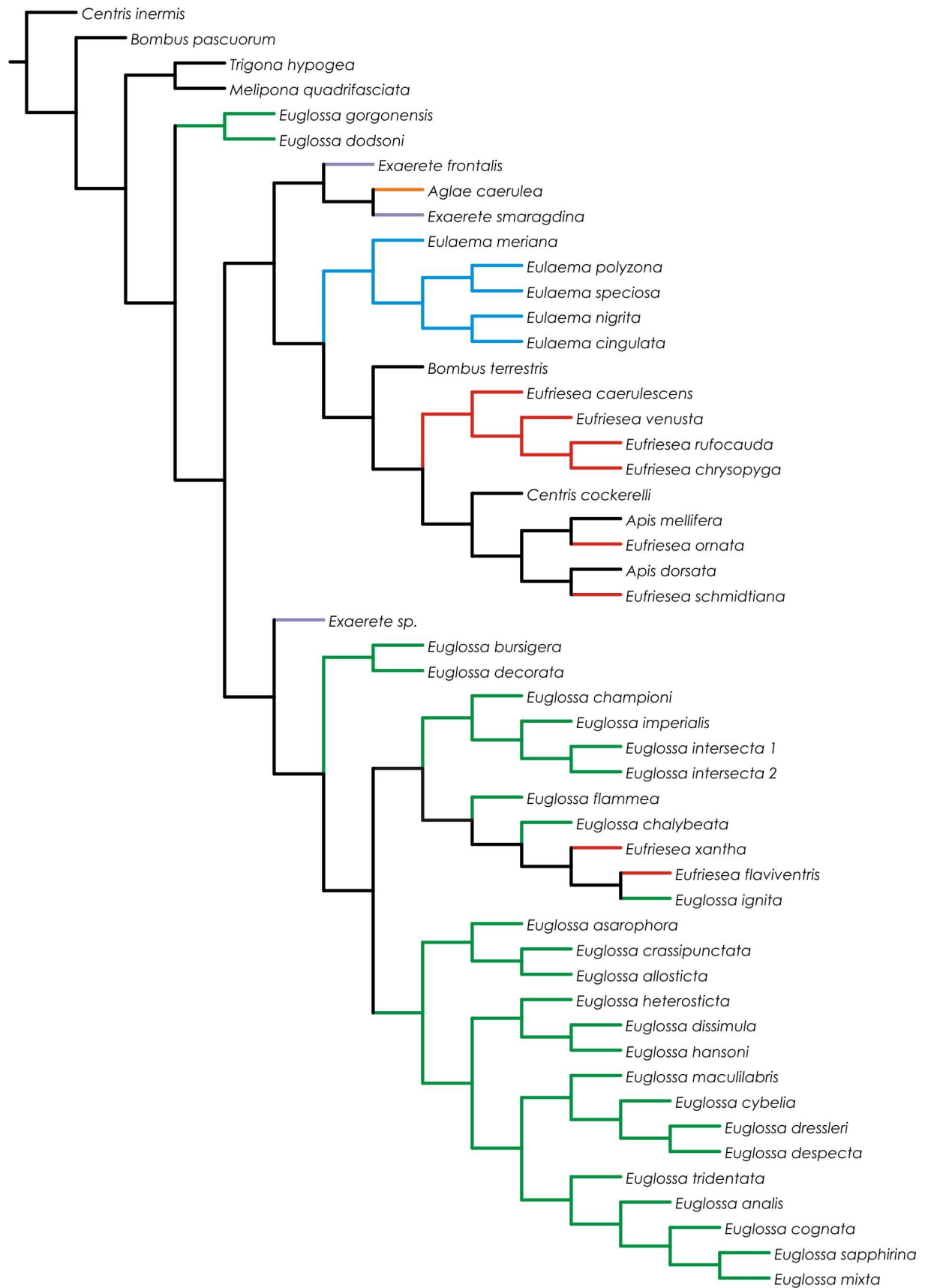
Anexo 75. Árvore de consenso estrito das 5000 árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 1946; CI: 0,52; RI: 0,58) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação COI+CytB (53 terminais; 1514 caracteres; 488 caracteres informativos de parcimônia).



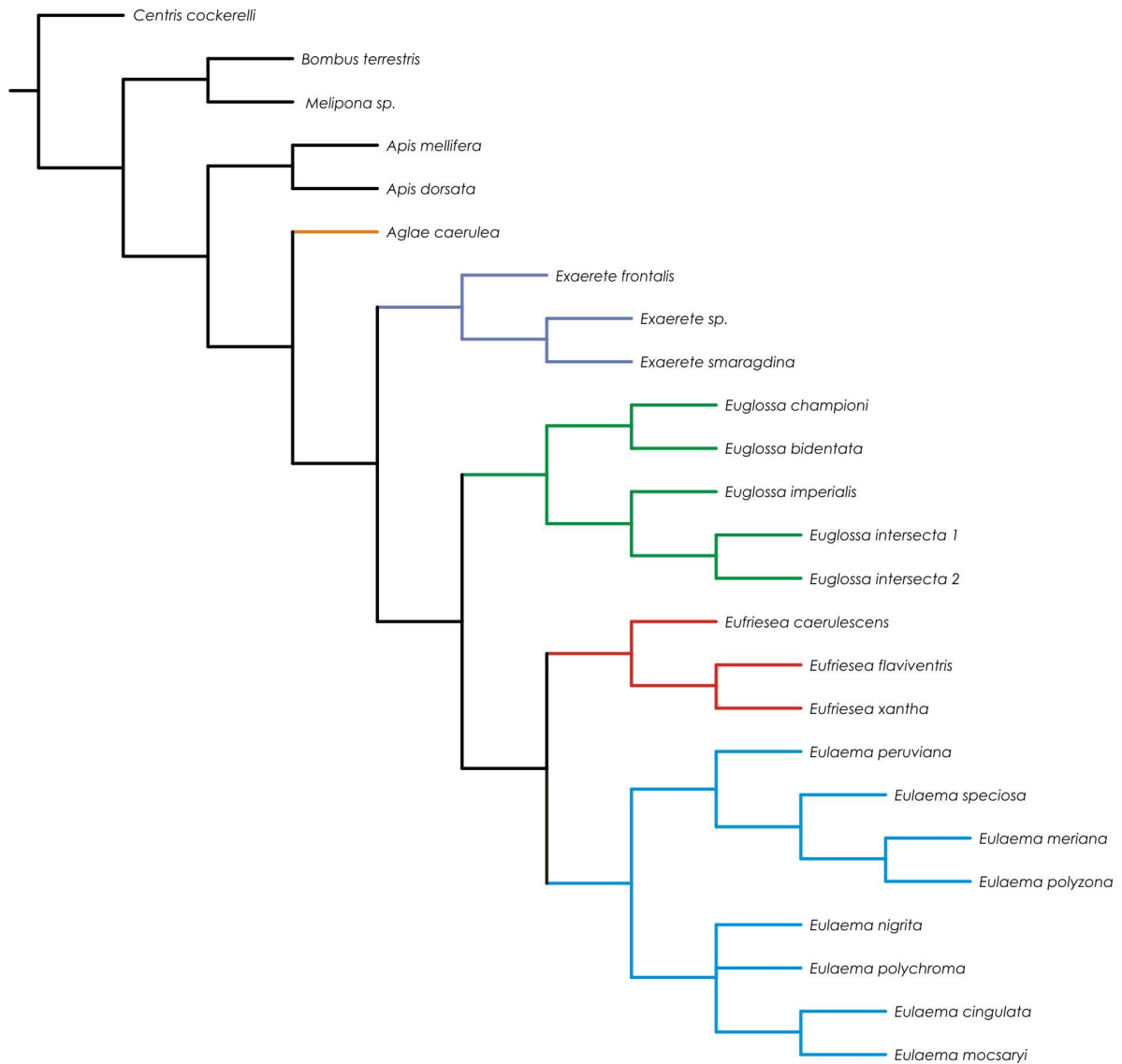
Anexo 76. Árvore de consenso estrito das 707 árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 1223; CI: 0,62; RI: 0,58) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação COI+Efla (23 terminais; 1514 caracteres; 319 caracteres informativos de parcimônia).



Anexo 77. Árvore de consenso estrito das 16 árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 1643; CI: 0,56; RI: 0,52) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação COI+LwRh (27 terminais; 1476 caracteres; 428 caracteres informativos de parcimônia).

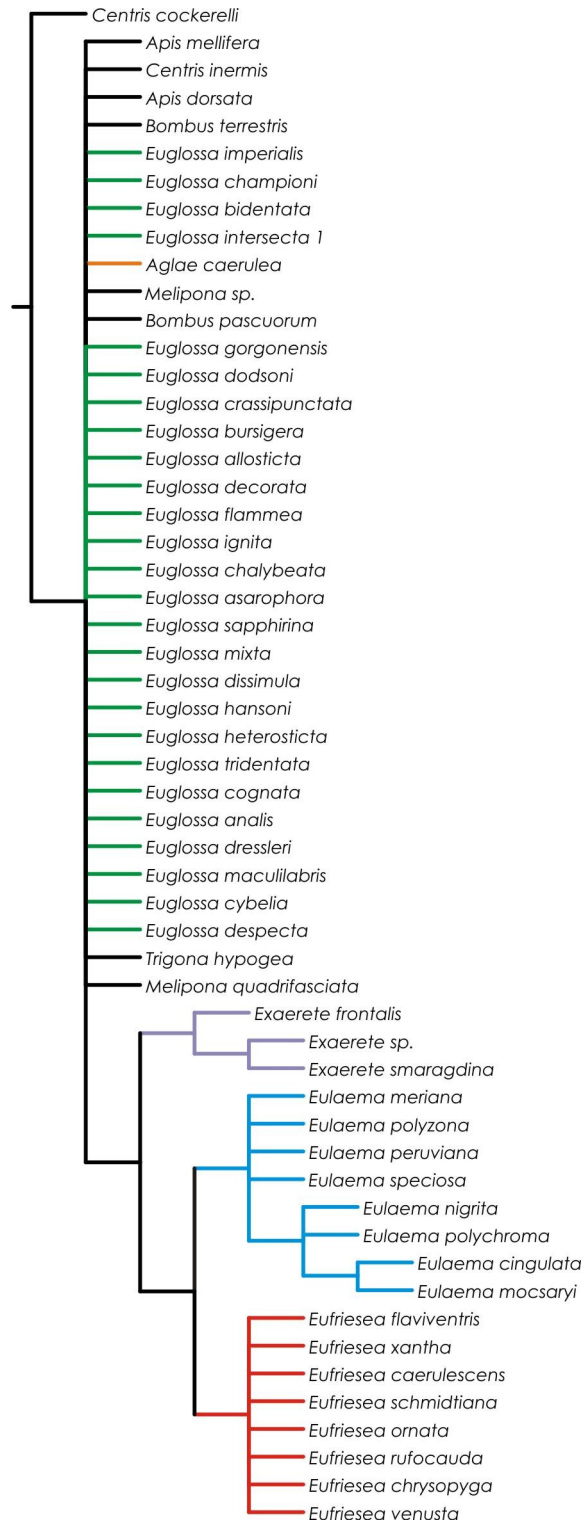


Anexo 78. Árvore de consenso estrito das 5000 árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 1354; CI: 0,53; RI: 0,61) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação Efla+CytB (51 terminais; 1286 caracteres; 349 caracteres informativos de parcimônia).

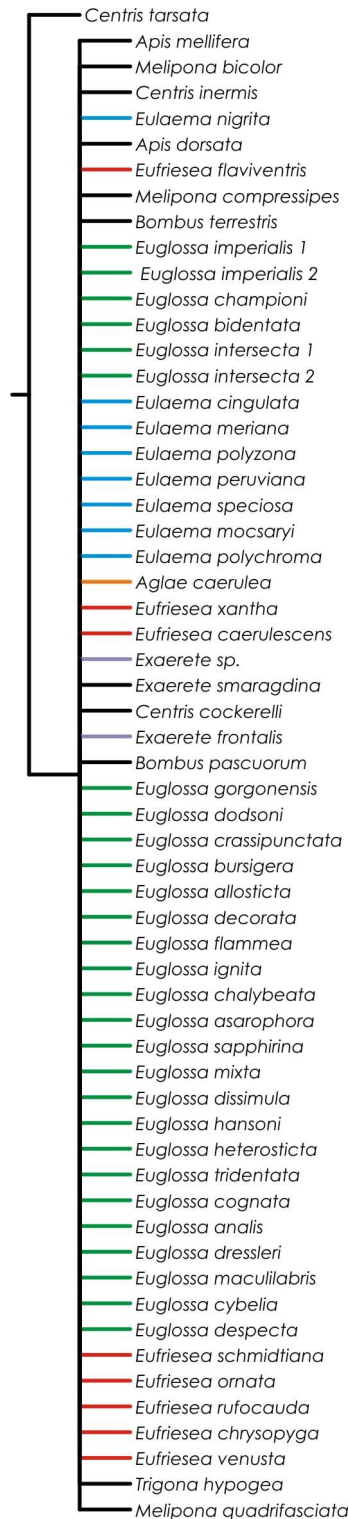


Anexo 79. Árvore de consenso estrito das duas árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 933; CI: 0,67; RI: 0,67) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação Ef1a+LwRh (25 terminais; 1248 caracteres; 289 caracteres informativos de parcimônia).

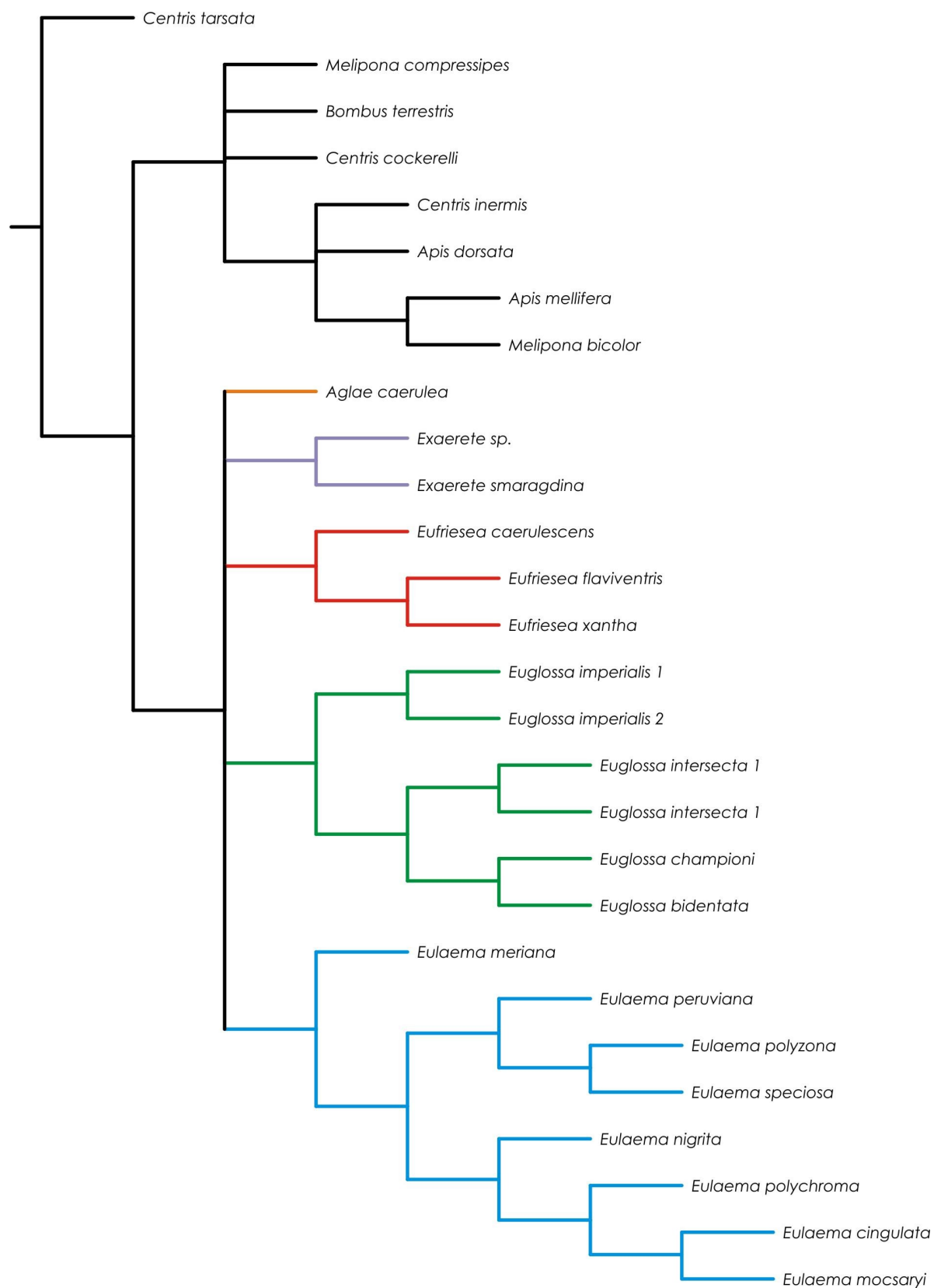




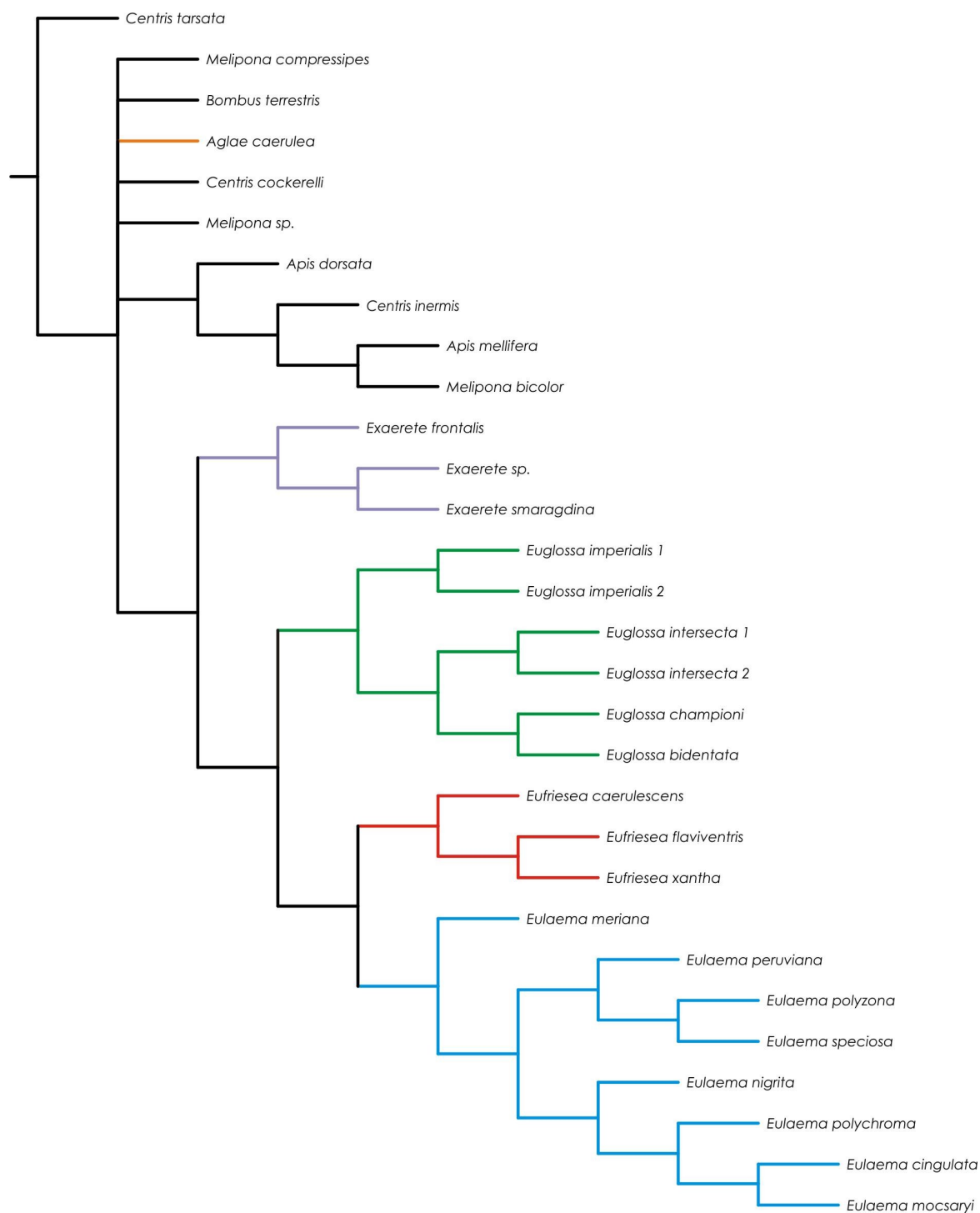
Anexo 80. Árvore de consenso estrito das duas árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 2315; CI: 0,38; RI: 0,30) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação LwRh+CytB (55 terminais; 1248 caracteres; 458 caracteres informativos de parcimônia).



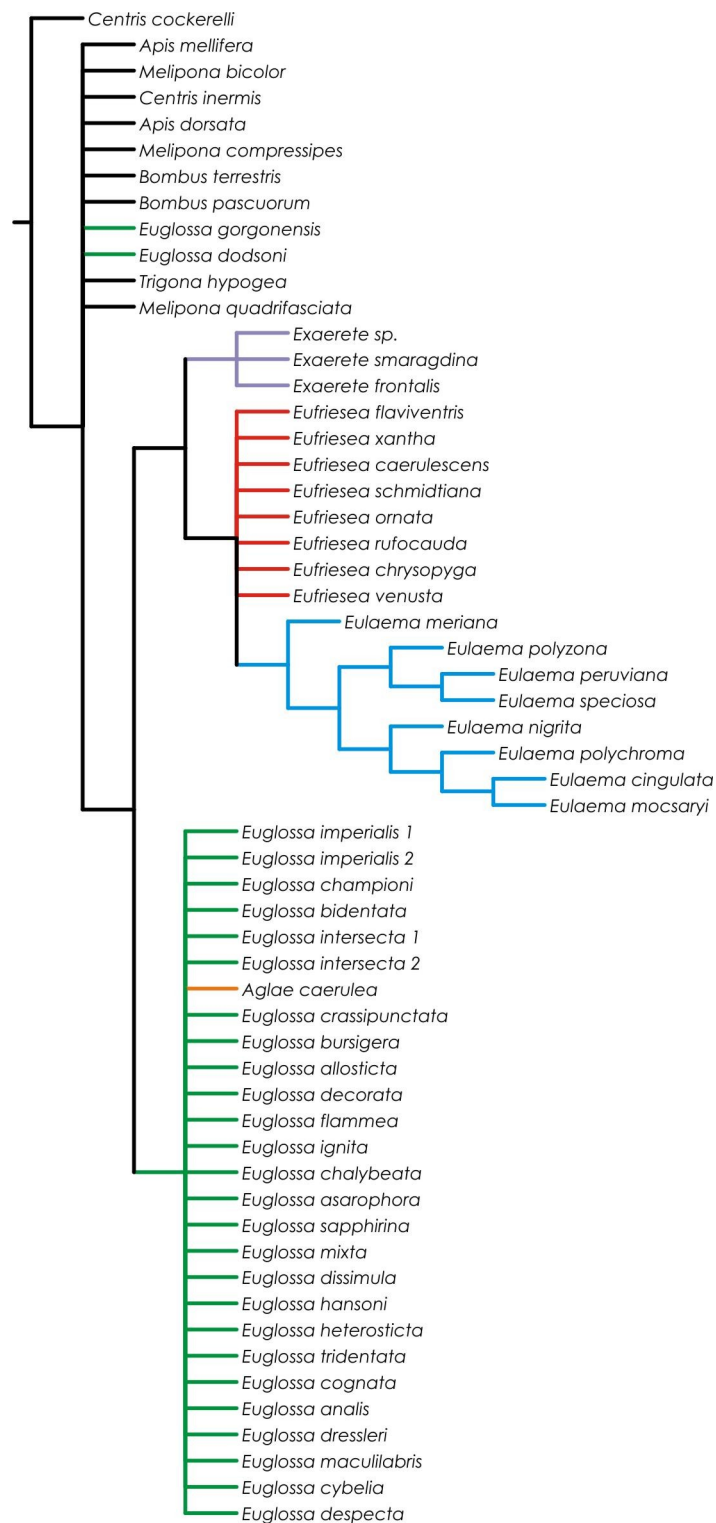
Anexo 81. Árvore de consenso estrito das 5000 árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 2982; CI: 0,53; RI: 0,54) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação 16S+COI+CytB (59 terminais; 1981 caracteres; 713 caracteres informativos de parcimônia).



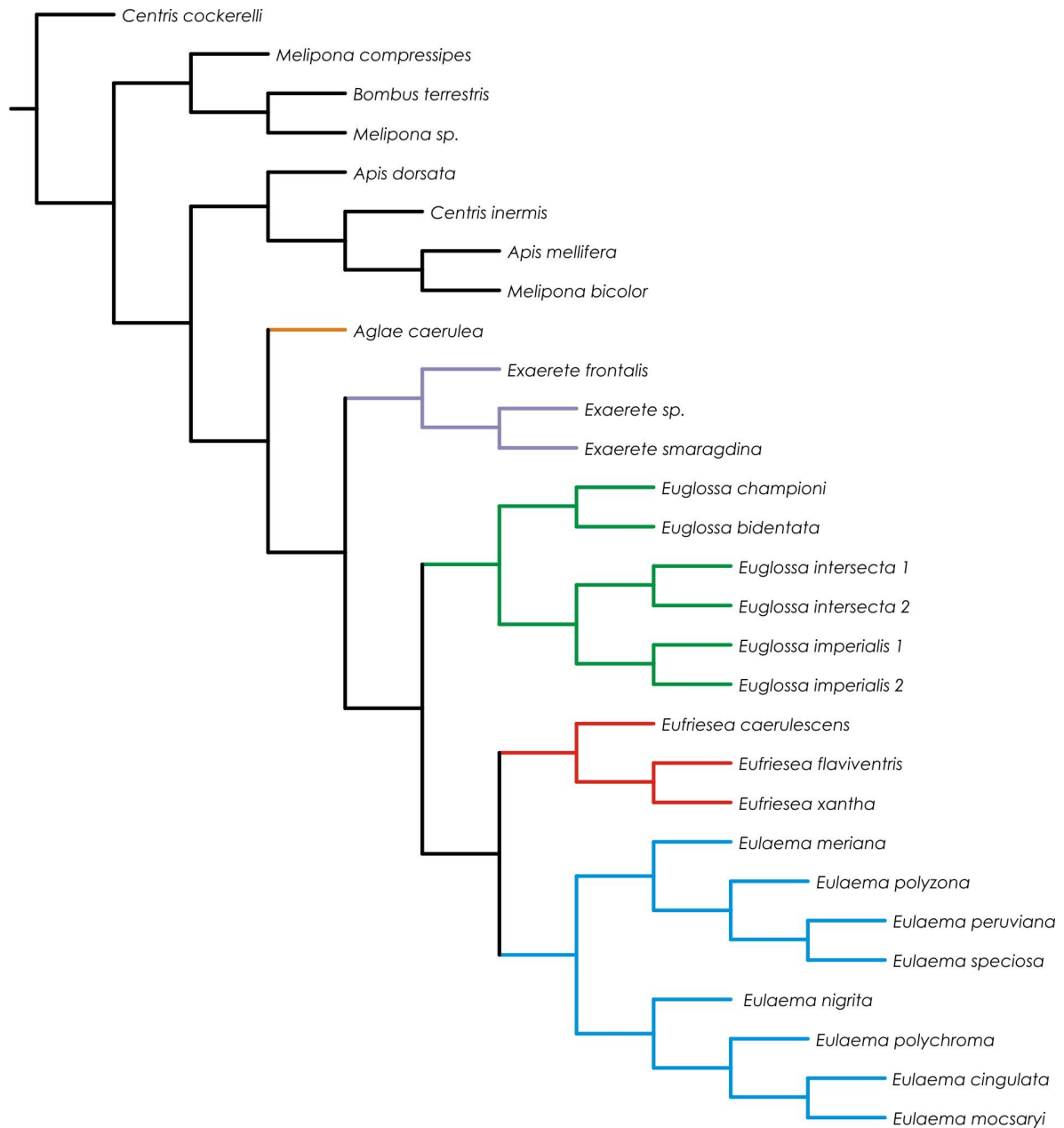
Anexo 82. Árvore de consenso estrito das seis árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 2256; CI: 0,59; RI: 0,51) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação 16S+COI+Efla (28 terminais; 1981 caracteres; 544 caracteres informativos de parcimônia).



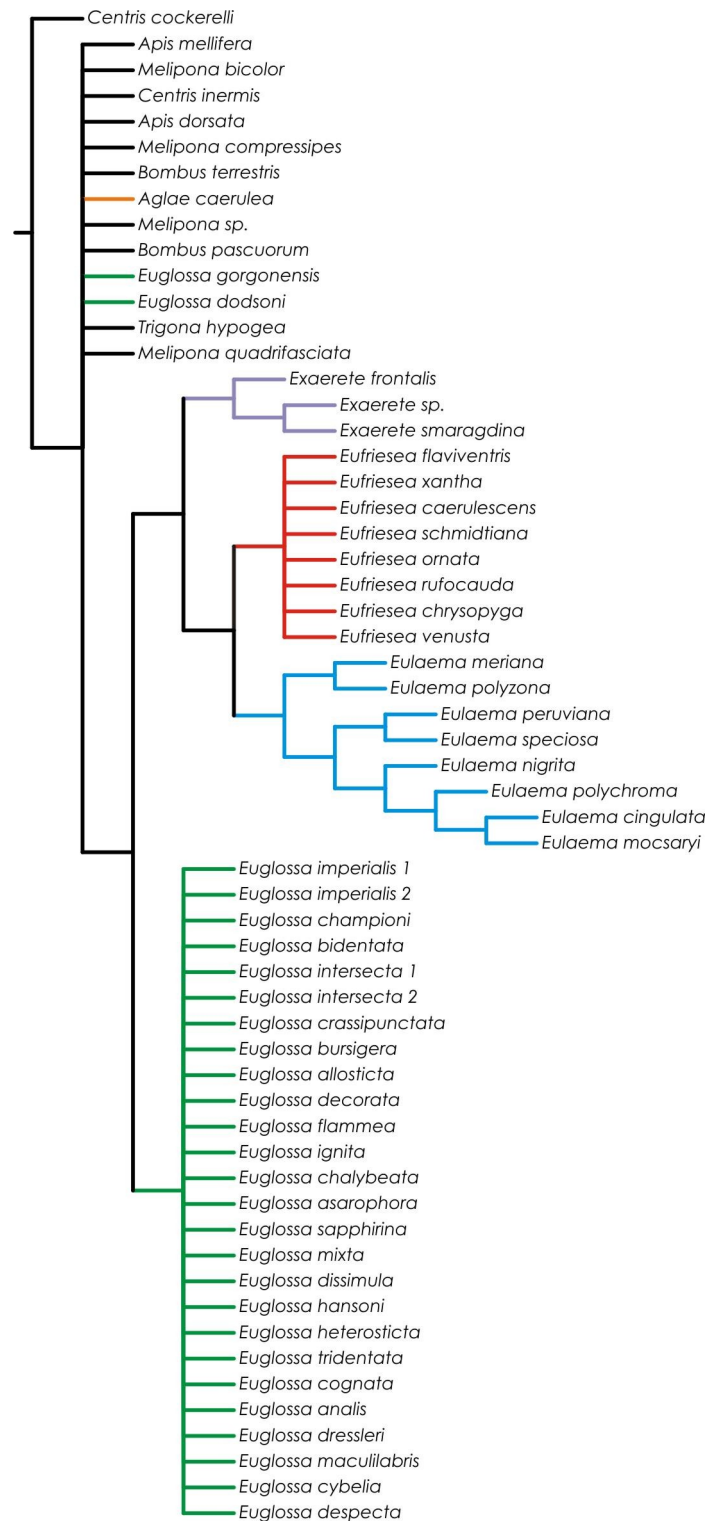
Anexo 83. Árvore de consenso estrito das sete árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 2642; CI: 0,56; RI: 0,50) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação 16S+COI+LwRh (30 terminais; 1943 caracteres; 653 caracteres informativos de parcimônia).



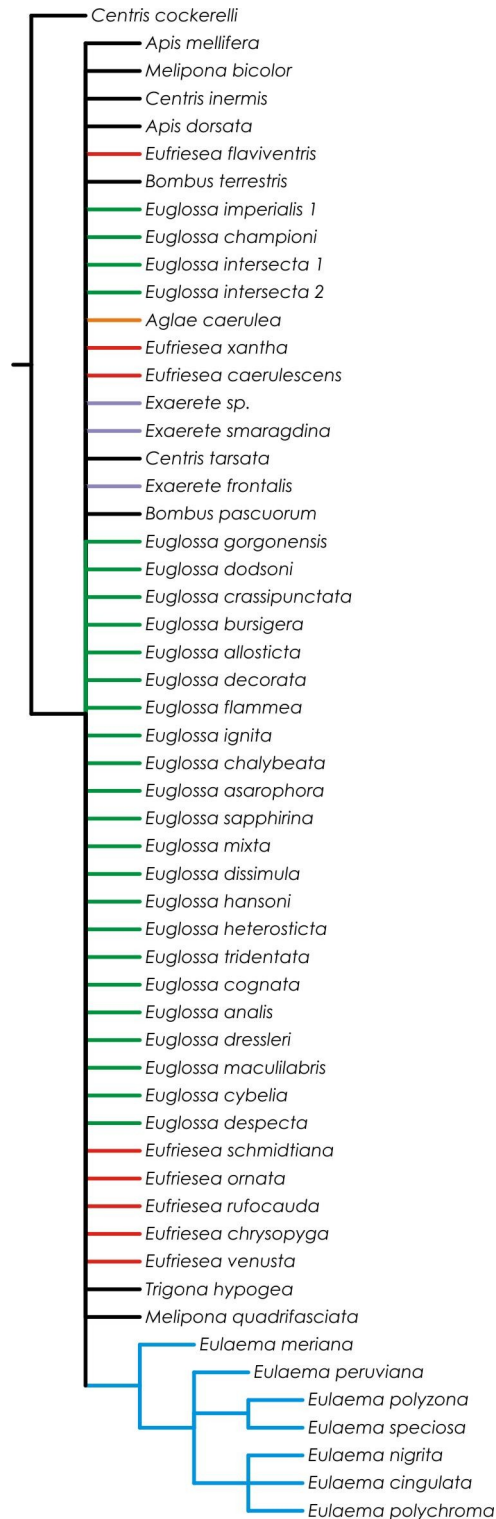
Anexo 84. Árvore de consenso estrito das 5000 árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 2370; CI: 0,54; RI: 0,55) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação 16S+Efla+CytB (58 terminais; 1753 caracteres; 574 caracteres informativos de parcimônia).



Anexo 85. Árvore de consenso estrito das três árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 1943; CI: 0,61; RI: 0,56) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação 16S+Efla+LwRh (29 terminais; 1715 caracteres; 514 caracteres informativos de parcimônia).

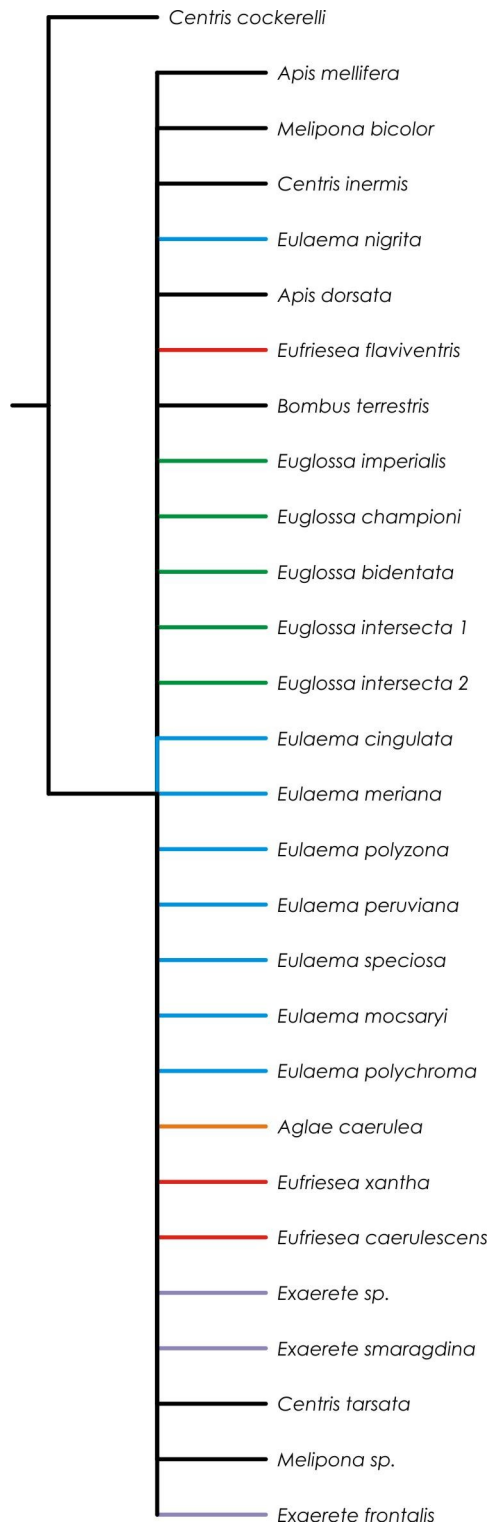


Anexo 86. Árvore de consenso estrito das 5000 árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 2666; CI: 0,54; RI: 0,57) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação 16S+LwRh+CytB (59 terminais; 1715 caracteres; 683 caracteres informativos de parcimônia).

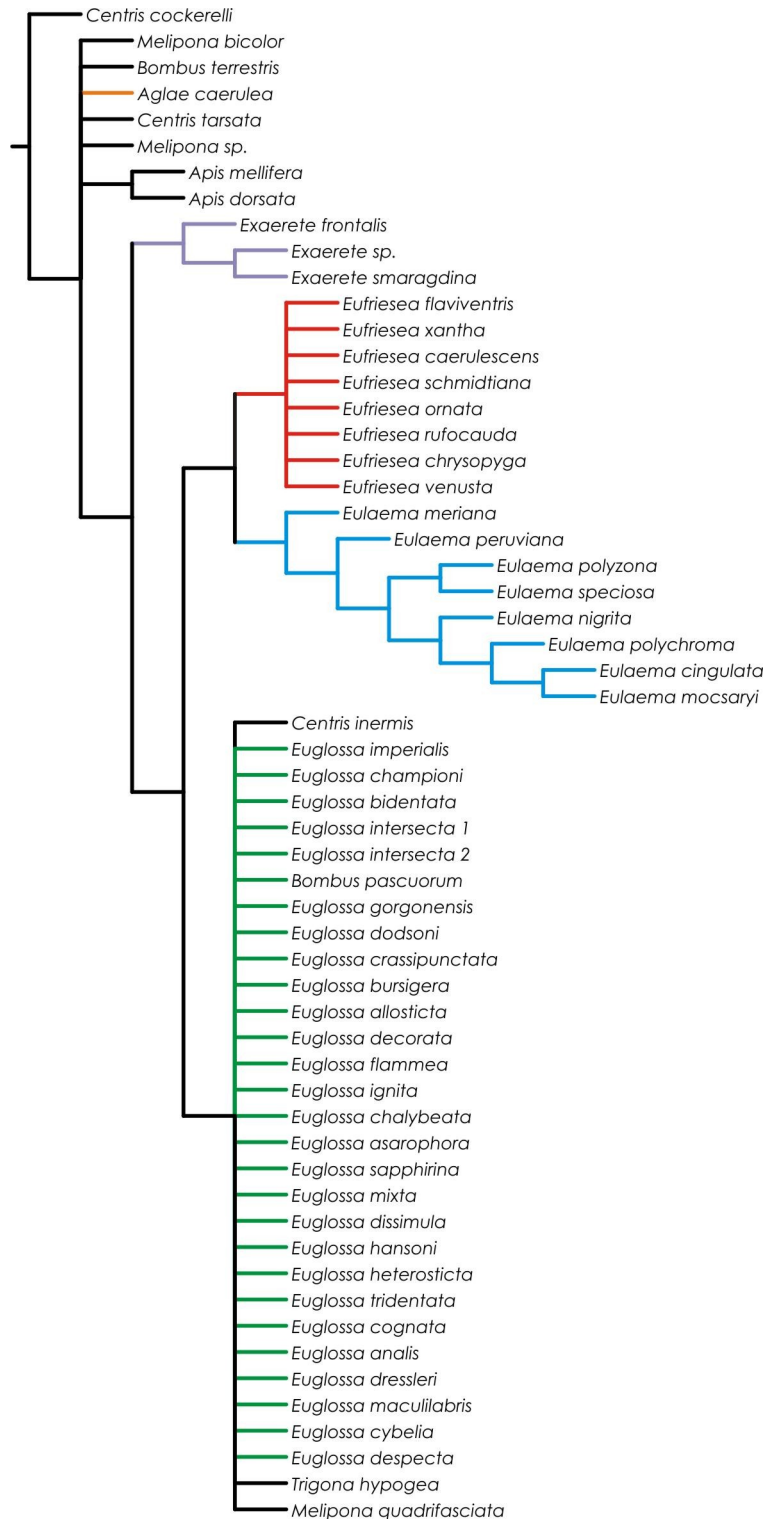


Anexo 87. Árvore de consenso estrito das 5000 árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 2267; CI: 0,55; RI: 0,59) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação COI+Efla+CytB (55 terminais; 2157 caracteres; 578 caracteres informativos de parcimônia).

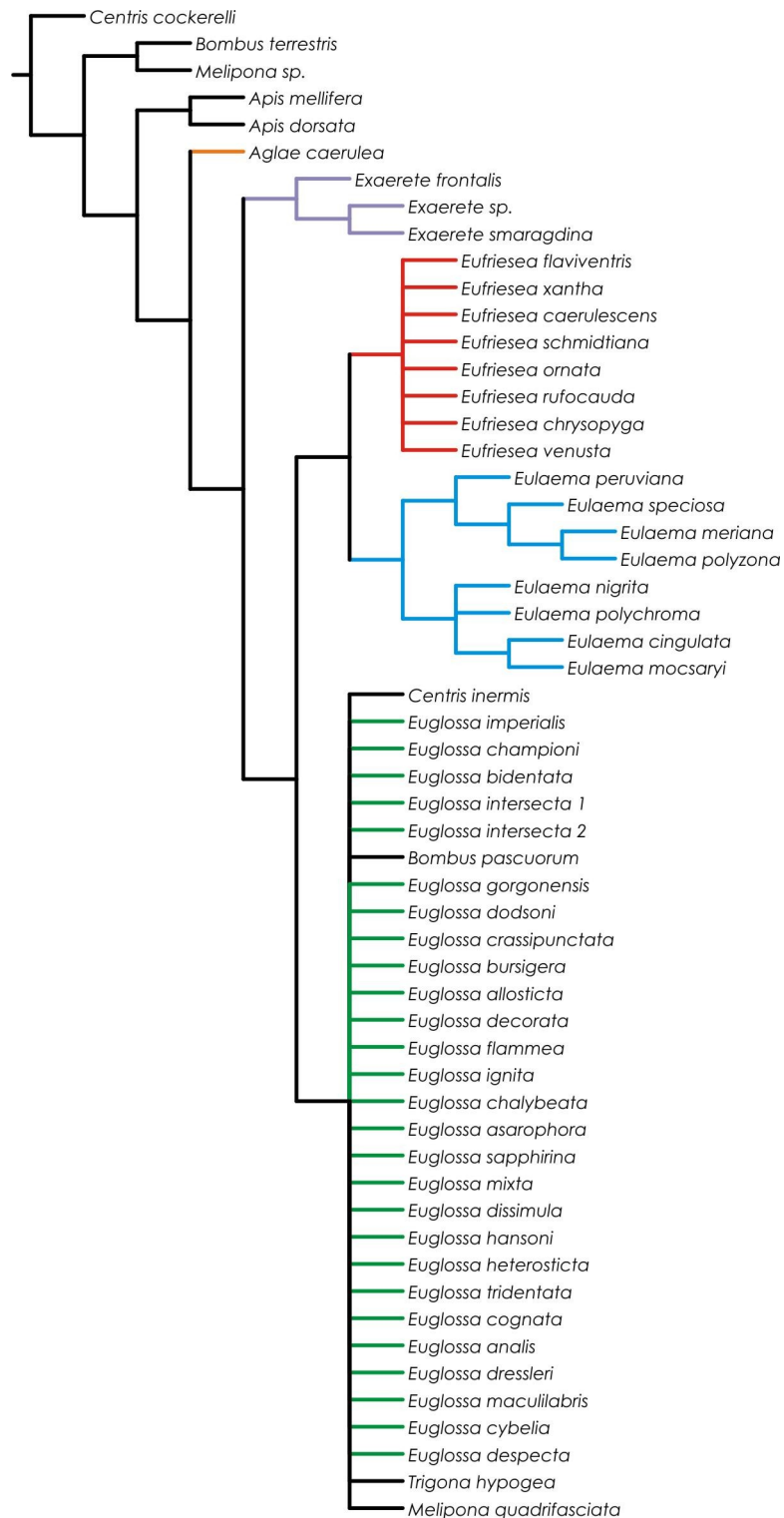




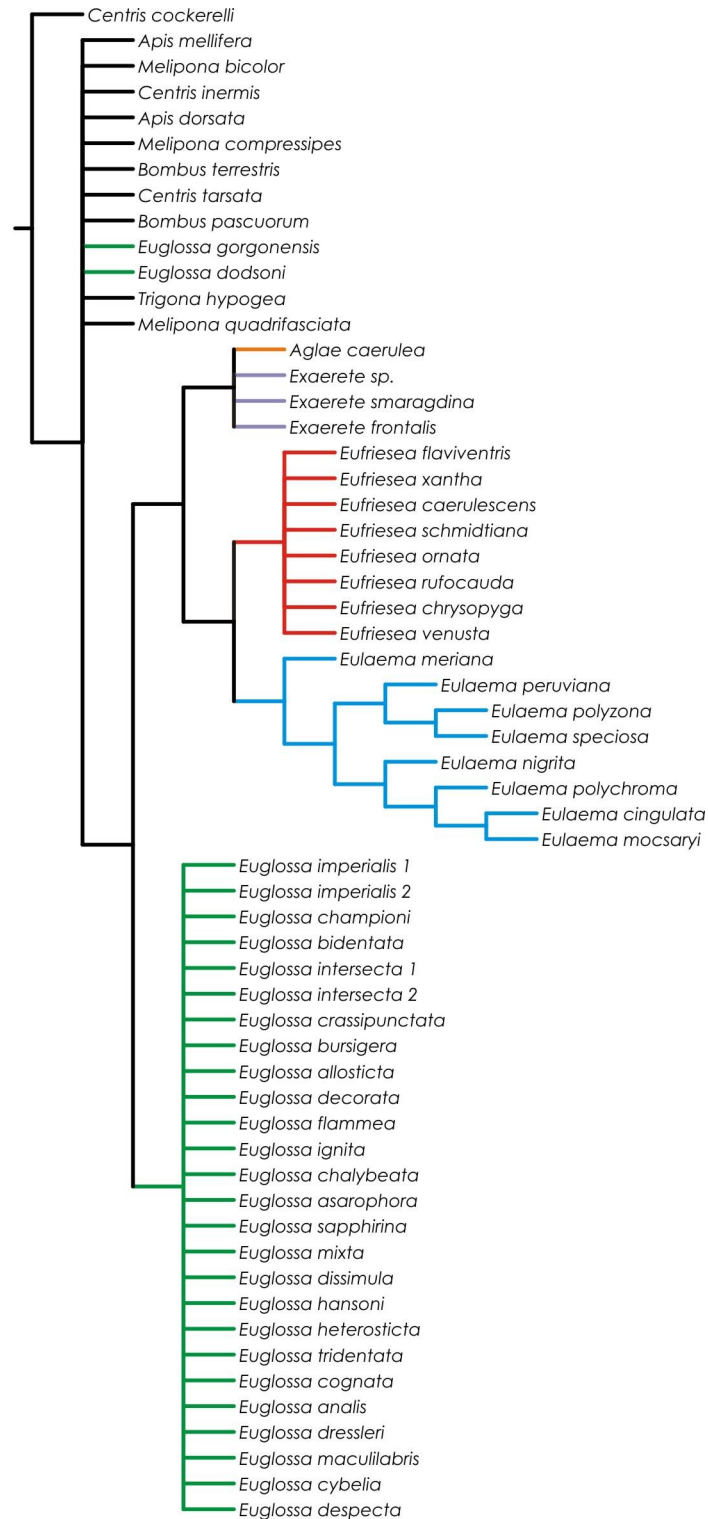
Anexo 88. Árvore de consenso estrito das 214 árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 1844; CI: 0,63; RI: 0,61) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação COI+Efla+LwRh (28 terminais; 2119 caracteres; 518 caracteres informativos de parcimônia).



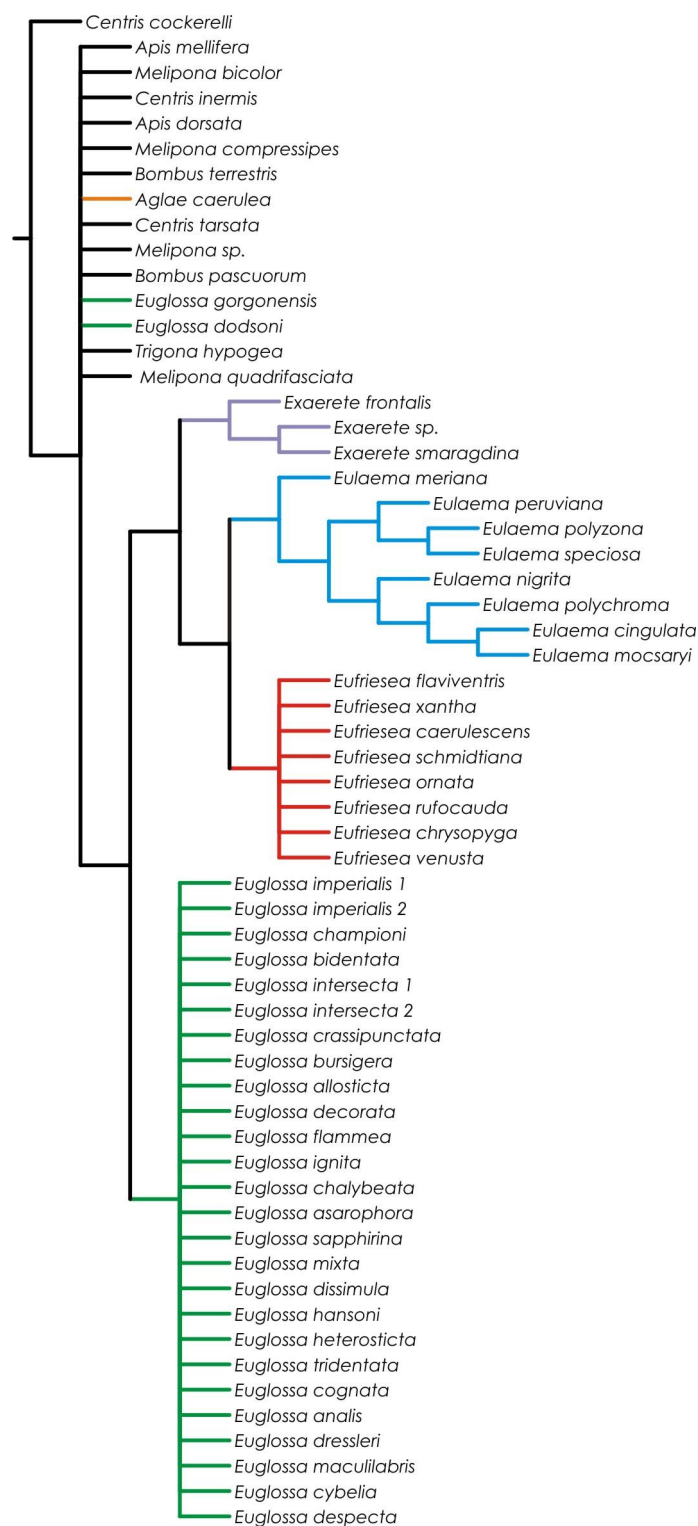
Anexo 89. Árvore de consenso estrito das 5000 árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 3105; CI: 0,45; RI: 0,41) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação COI+LwRh+CytB (58 terminais; 2119 caracteres; 687 caracteres informativos de parcimônia).



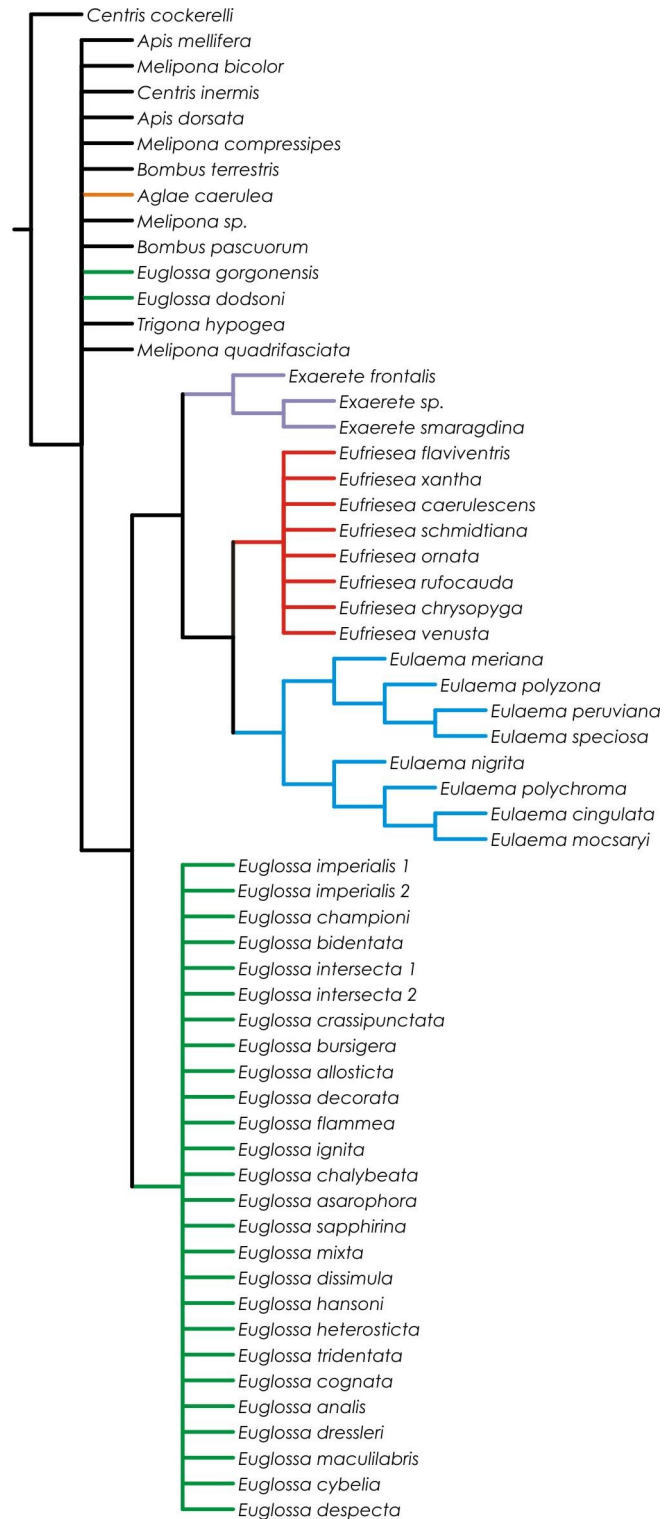
Anexo 90. Árvore de consenso estrito das 5000 árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 1981; CI: 0,56; RI: 0,62) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação Efla+LwRh+CytB (56 terminais; 1891 caracteres; 548 caracteres informativos de parcimônia).



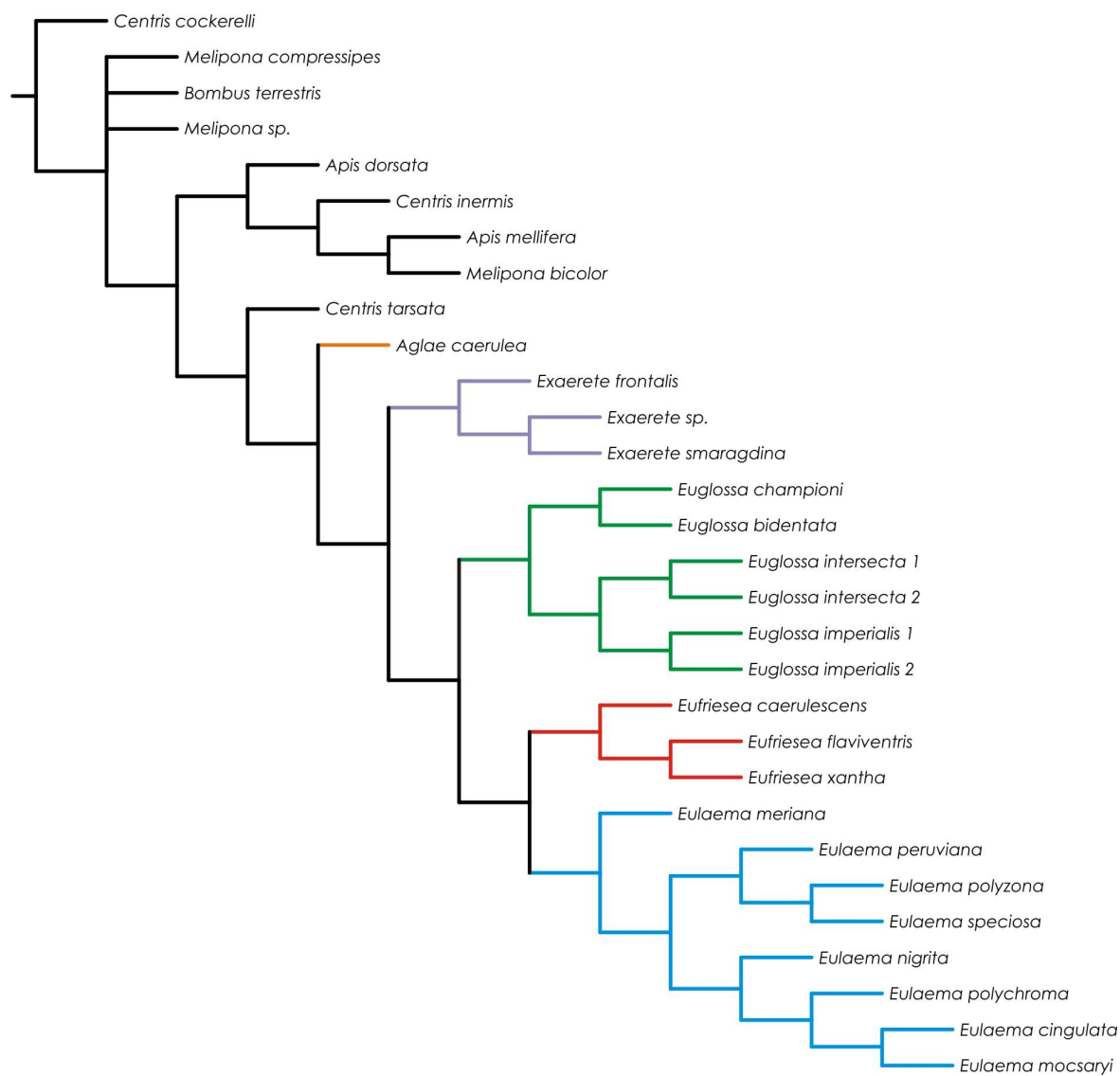
Anexo 91. Árvore de consenso estrito das 5000 árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 3867; CI: 0,47; RI: 0,37) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação 16S+COI+Efla+CytB (58 terminais; 2624 caracteres; 803 caracteres informativos de parcimônia).



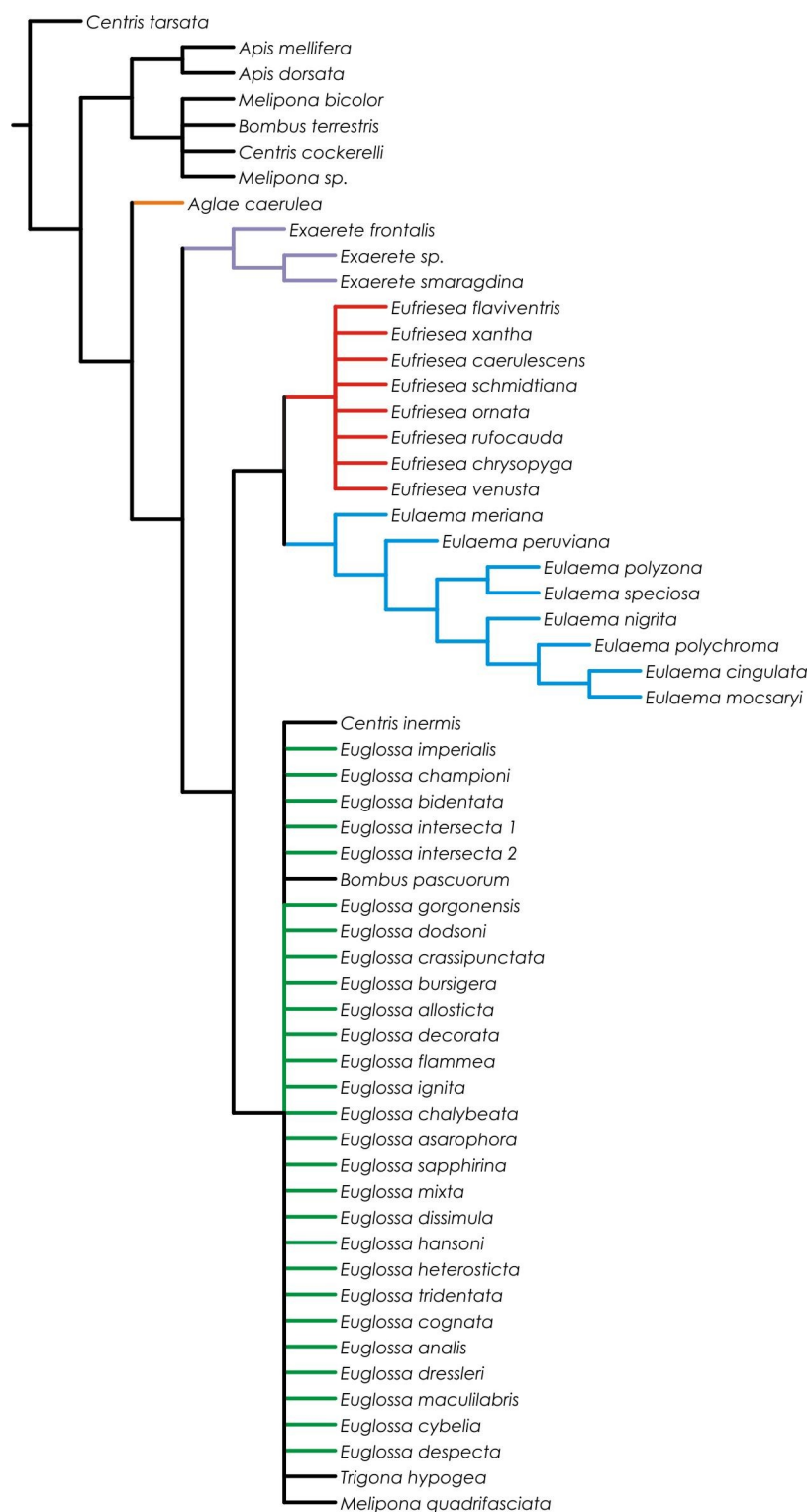
Anexo 92. Árvore de consenso estrito das 5000 árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 3604; CI: 0,55; RI: 0,56) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação 16S+COI+LwRh+CytB (59 terminais; 2586 caracteres; 912 caracteres informativos de parcimônia).



Anexo 93. Árvore de consenso estrito das 5000 árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 3593; CI: 0,46; RI: 0,39) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação 16S+Efla+LwRh+CytB (58 terminais; 2358 caracteres; 773 caracteres informativos de parcimônia).



Anexo 94. Árvore de consenso estrito das três árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 2889; CI: 0,59; RI: 0,54) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação 16S+COI+Efla+LwRh (30 terminais; 2586 caracteres; 743 caracteres informativos de parcimônia).



Anexo 95. Árvore de consenso estrito das 5000 árvores mais parcimoniosas (comprimento de cada árvore: 3349; CI: 0,49; RI: 0,46) encontradas a partir da análise de parcimônia da combinação COI+Efla+LwRh+CytB (58 terminais; 2762 caracteres; 777 caracteres informativos de parcimônia).